

1- B0-11
SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES



3 9088 00562 5728

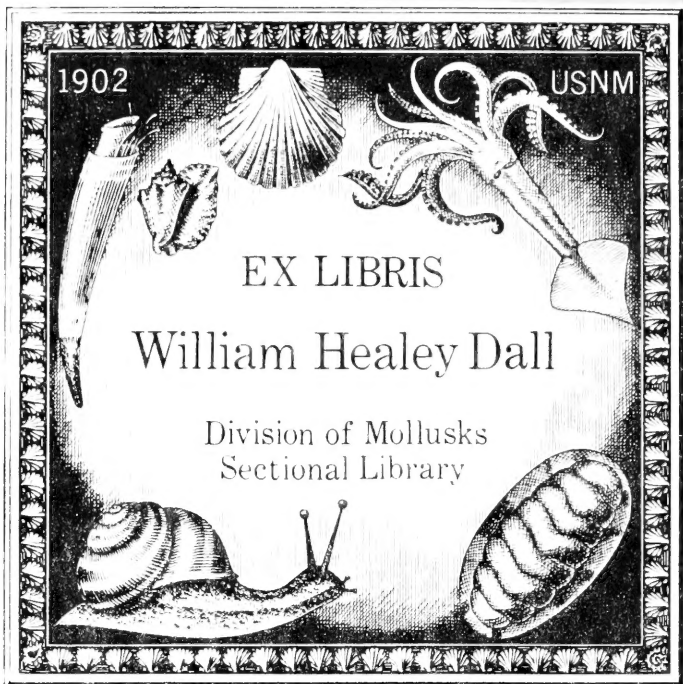
1902

USNM

EX LIBRIS

William Healey Dall

Division of Mollusks
Sectional Library



I - 3011

Division of Medicine
Section Library



QL
431
B69
1869
Moll.

Beiträge

Division of Mollusks
Sectional Library

zur

vergleichenden Histiologie

des

Molluskentypus

von

Franz Boll.

Mit 67 Figuren auf 4 Tafeln.

Bonn,

Verlag von Max Cohen & Sohn.

1869.

1911

1911

1911

1911

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitung	1
I. Bindegewebe	3
Uebereinstimmung des Bindegewebes bei Mollusken und Wirbel- thieren	3
A. Gasteropoden	4
Zungenknorpel von <i>Neritina fluviatilis</i>	4
B. Heteropoden	6
Bindegewebe der Heteropoden	6
Hauthöcker von <i>Carinaria</i>	10
Zungenknorpel von <i>Pterotrachea</i>	11
C. Cephalopoden	13
Fibrilläres Bindegewebe der Cephalopoden	13
Blutgefässe und Blut der Cephalopoden	13
Kopfknorpel der Cephalopoden	14
Aequatorialring von <i>Sepia</i>	15
Orbitalmasse der Cephalopoden	17
II. Nervengewebe	18
Ganglienzellen	19
Verästelung der Nervenfasern	19
III. Muskelgewebe	20
Histiologie der Elementartheile	20
Verhältniss des Muskelgewebes der Mollusken zu dem der Wir- belthiere	30
Pigmentirung der Schlundkopfmuskulatur der Gasteropoden ...	36
Endigung der Motorischen Nerven	36
IV. Epithelgewebe	37
Uebereinstimmung des Epithelgewebes bei Mollusken und Wirbel- thieren	37
Stachel- und Riff-Bildung	37
I. Haut	38
Methoden der Untersuchung	38
Verschiedene Formen der Cylinderepithelien	40
Cylinderepithelien mit cuticularer Ausscheidung	40
Wimperepithelien	44
Becherzellen	46

IV

	Seite
Neuroepithelien	47
Pigment	51
I. Haut der Gasteropoden	52
A. Süßwassergasteropoden	52
Ancylus lacustris	52
B. Meeresgasteropoden	52
Haliotis tuberculata	52
Calyptrea vulgaris	52
Doris	53
Aplysia punctata	53
Aeolis	54
C. Landgasteropoden (Pulmonaten)	54
II. Haut der Heteropoden	57
Wimpernde Sinnesorgane	58
Sinnesorgane an der Rüsselspitze	59
Fühler von Carinaria	59
III. Haut der Cephalopoden	60
Epithelium	60
Lippe der Octopoden	61
Saugnäpfe	61
Cutis. Faserschichte	61
Chromatophorenschichte	62
Flitterschichte	72
II. Gehörorgan	73
Gehörorgan der Gasteropoden	73
Gehörorgan der Pteropoden	75
Gehörorgan der Heteropoden	76
Gehörorgan der Cephalopoden	83
Vergleichend anatomische Rückblicke auf das Gehörorgan der Mollusken	90
III. Drüsen	92
Niere der Gasteropoden	92
Niere der Cephalopoden	94
Tintenbeutel der Cephalopoden	95
Speicheldrüsen der Cephalopoden	95
Zoospermien der Gasteropoden	96
Keimdrüsen der Heteropoden ...	97
Zoospermien der Cephalopoden	97
Trichterorgan der Cephalopoden	97
V. Rückblicke und Resultate	98
VI. Erklärung der Abbildungen	108

Einleitung.

Die nachfolgenden Untersuchungen sind — zum grössten Theil wenigstens — entstanden während der Monate April und Mai des Jahres 1868, welche ein günstiges Geschick mir an der Seite meines verehrten Lehrers M. Schultze in Nizza und — für die letzten Wochen leider seines Rathes und Beistandes beraubt — in Villafranca zuzubringen erlaubte. Vor allem waren es dort die so hoch interessanten Classen der Cephalopoden und Heteropoden, welche mich anzogen und deren feineren Bau ich zum Gegenstande meiner Studien zu machen mich entschloss. In der That zeigen uns diese Formen, welche die Spitze und höchste Ausbildung des Molluskentypus repräsentiren, Gewebe von einer so hohen Stufe der Entwicklung und Differenzirung, dass dieselben sich würdig den complicirtesten normalen und pathologischen Bildungen der menschlichen Anatomie anreihen. Doch findet sich neben der höchsten Complication oft selbst unter dem Bilde der äussersten Differenzirung auch die höchste Einfachheit und das auf den ersten Blick verwickelte und schwierigst zu deutende Gewebe zeigt endlich in seiner Histogenese, in seinen Beziehungen zur Zelle, eine Einfachheit, die uns oft überrascht und die Lösung allgemeiner histiologischer Fragen um vieles erleichtert.

Nach Deutschland zurückgekehrt, habe ich während des Sommers auch noch die mir zugänglichen Land- und Süsswassergasteropoden in den Kreis der Bearbeitung gezogen. Schon in Nizza hatte ich einigen Gasteropoden — besonders Chiton und einigen Opisthobranchiern — ein eingehendes Studium gewidmet, und immer mehr und mehr erkannte ich, wie die Ausdehnung meiner Untersuchungen auch auf diese Classe für die Entscheidung einzelner Fragen eine absolute Nothwendigkeit, für die Herstellung einer breiteren vergleichend histiologischen Basis wenigstens ein Desiderat sei. Und in der That sind die Fälle nicht selten, wo die Erforschung der

Histiologie der Gasteropoden auch auf manche unklare und zweifelhafte Verhältnisse der beiden anderen Molluskenklassen — besonders der denselben in mancher Hinsicht, z. B. in der Structur der Haut um vieles näher wie die Heteropoden stehenden Cephalopoden — ein helles Licht warf.

Es liegt in der Natur der Sache, in der Art und Weise, wie man am Meeresstrande seine Arbeit zu thun gezwungen ist, wo man abhängig ist von dem Material, von dem Reichthum oder der Armuth des Fischmarkts und von der wechselnden ungewissen Ausbeute, welche das Schleppnetz und das feine Netz gewähren, dass man nicht immer jede Frage mit der Ausdauer und der Vollständigkeit studiren kann, welche dieselbe vielleicht verdient. Eine gewisse Ungleichheit in der Behandlung der einzelnen Themata, ein bald mehr bald minder vollständiges und erschöpfendes Studium der einzelnen Fragen wird während einer Arbeitssaison am Meere, wo man viel weniger wie im Binnenlande Herr seines Materials ist, sich nie ganz vermeiden lassen. So sehr ich mich auch bemüht habe, nie halbe Arbeit zu liefern, sondern den einmal angegriffenen Gegenstand auch möglichst erschöpfend zu behandeln, ist es mir doch nicht immer möglich gewesen, alle Fragen wirklich allseitig abzuschliessen. In einzelnen Fällen ist meine Behandlung geradezu eine aphoristische geblieben und meine Resultate beschränken sich auf aus vereinzelt oder höchstens nur einmal wiederholten Beobachtungen gewonnene isolirt und unvermittelt dastehende einzelne Thatsachen. Doch ist es mir in einigen Fragen gelungen eine erschöpfendere Behandlung zu erzielen und einzelne histiologische Probleme wenigstens in so weit der Lösung näher zu bringen, wie eine gewissenhafte und ausdauernde Anwendung aller der Methoden, welche der modernen Histiologie zu Gebote stehen, es vermag. Es ist nach dem Rathe meines Lehrers mein beständiges Bestreben gewesen, die Methoden und Reagentien der modernen Histiologie auch für die innerhalb des Molluskentypus vorkommenden histiologischen Probleme zu verwerthen, und der bisweilen unerwartet glückliche Erfolg hat mich in der Ueberzeugung bestärkt, dass die bis jetzt in der mikroskopischen Anatomie der niederen Thiere fast allgemein übliche Behandlungsweise den complicirteren chemischen Methoden, deren sich in der Anatomie der Säugethiere und des Menschen die Wissenschaft schon lange bedient, Platz wird machen müssen. So sind mir abgesehen von den gebräuchlicheren Reagentien, der Kalilauge und Essigsäure,

die Osmiumsäure, das Jodserum, die Oxalsäure, das Kali bichromicum zum Theil und in einzelnen Fällen von ganz unschätzbarem Werthe gewesen. Doch ist eine einfache Uebertragung der an den Säugethieren ausgebildeten Methoden auf die niederen Thiere entschieden unzulässig. Die von einer viel concentrirteren Salzlösung durchtränkten Gewebe der Seethiere müssen eben auch nach einem anderen Maassstabe und meist mit stärkeren Salzlösungen behandelt werden.

Die Gesichtspunkte, nach denen ich die vorliegenden Fragen behandelt habe, sind rein histiologische gewesen und war es vor allem meine Absicht, in den folgenden Blättern einige Beiträge zur vergleichenden Histiologie zu geben. In Folge dessen sind denn auch die einzelnen Untersuchungen nach den vier grossen Gewebsgruppen zusammengestellt. Besonders aber zieht sich durch alle Einzeluntersuchungen das Bestreben, festzustellen, inwiefern die für die Mollusken ermittelten histiologischen Thatsachen auch in der Histiologie der Wirbelthiere vertreten sind, inwiefern es erlaubt ist, aus der Histiologie der ersteren auch auf die der letzteren Schlüsse zu ziehen und das hier Gefundene auch auf die dortigen Verhältnisse anzuwenden und für die dort noch ungelösten Probleme nutzbar zu machen. Der Erörterung dieser Fragen habe ich noch ein eigenes Schlusskapitel gewidmet.

I. Bindegewebe.

Uebereinstimmung des Bindegewebes bei Mollusken und Wirbelthieren.

Die Formen, in welchen das Bindegewebe innerhalb des Molluskentypus auftritt, geben an Mannichfaltigkeit denen des Wirbelthierreiches nichts nach. Es ist derselbe in die verschiedenartigsten Formen sich kleidende Bildungstrieb, dieselbe proteusartige Veränderlichkeit, dieselbe hohe Anpassungsfähigkeit an das gerade vorhandene Bedürfniss, welche hier wie dort in gleicher Weise und in gleichem Maasse die bindegewebigen Bildungen charakterisiren.

Eine naturgemässe und zugleich wirklich scharfe Eintheilung der der Reihe der Bindesubstanzen angehörenden Gewebe zu geben, halte ich für unmöglich und habe ich den Versuch auch nicht gewagt. Auch bei den Mollusken stellt das Bindegewebe ein Continuum dar, dessen Zellen je nach der Lokalität und dem Bedürfniss, welches ihnen die Natur und der physiologische Zweck des Theiles, welchen sie bilden, auferlegt, die verschiedenartigsten Modificationen eingehen. Diese Verschiedenheiten beziehen sich vor allem auf die Produkte der formativen Thätigkeit des Zellprotoplasma, auf die Natur und Beschaffenheit der Intercellularsubstanzen, weit weniger auf die in den meisten der Bindegewebsgruppe angehörenden Geweben sich sehr ähnlichen Zellen. So verschieden nun auch bei den Mollusken auf den ersten Blick z. B. Knorpel und fibrilläres Bindegewebe erscheinen, so giebt es zwischen beiden doch stets morphologisch vermittelnde Uebergänge; ein chemischer Unterschied existirt zwischen den verschiedenen Intercellularsubstanzen der Mollusken ebenfalls nicht, und es liegt Grund vor, anzunehmen, dass auch innerhalb des Molluskentypus die Genese der Intercellularsubstanzen auf gleiche Weise wie im Wirbelthierreich nach der Theorie von Schwann und M. Schultze in der formativen Thätigkeit des Protoplasma begründet ist. Ich ziehe es daher vor, die kleine aber zum grössten Theil hochinteressante Gruppe der von mir genauer studirten Bindesubstanzen nicht weiter nach histologischen Principien einzutheilen, sondern rein künstlich nach den einzelnen Molluskenklassen, in denen dieselben vorkommen, abzuhandeln.

A. Gasteropoden.

Zungenknorpel von *Neritina fluviatilis*.

Die höchst interessanten histologischen Verhältnisseder Zungenknorpel der Gasteropoden sind besonders eingehend von Claparède in seiner schönen Monographie über *Neritina fluviatilis* beleuchtet worden. Schon vor ihm hatte Valenciennes¹⁾ eine Abbildung des Gewebes derselben bei *Buccinum undatum* geliefert. Eine genauere histologische Analyse derselben an mehreren Gasteropoden-

1) Archives du Muséum d'histoire naturelle T. V. 1844. Pl. XXV, Fig. 7. citirt nach Claparède.

species wurde zuerst von Lebert¹⁾ gegeben. Er ist der erste, welcher die hohe Aehnlichkeit, welche dieses Gewebe bei vielen Species mit dem Pflanzenzellgewebe zeigt, hervorhebt. Semper leugnet in seinen Beiträgen zur Anatomie und Physiologie der Pulmonaten²⁾ die knorpelige Natur dieses Gewebes gänzlich; er wäre in diesen Irrthum nicht verfallen, wenn nicht in der That gerade die von ihm untersuchten Species diese Verhältnisse nur sehr mangelhaft erkennen liessen. Claparède hat endlich ausgehend von *Neritina fluviatilis* die Histiologie dieser Zungenknorpel durch eine ganze Reihe von Gasteropodenfamilien verfolgt und in einer wahrhaft meisterhaften Untersuchung auf das Genaueste erörtert. Ich habe seine Untersuchungen an *Neritina* sehr eingehend wiederholt, weil mir einige Punkte von theoretisch-histologischer Wichtigkeit noch dunkel und zweifelhaft geblieben waren.

Ich kann in der Hauptsache die Beschreibung Claparède's durchaus bestätigen. Auf einem feinen Schnitt durch den frischen ausgewachsenen Zungenknorpel (Fig. 1) sieht man grosse und kleinere mit abgerundeten Ecken polygoñale Zellen mit rundem Kern und feinkörnigen grauen Protoplasma. Die Zellen erscheinen durch feine starre gerade glänzende Wände getrennt, welche wir nach den herrschenden histiologischen Anschauungen als aus der Verschmelzung der auf und von den einzelnen ursprünglich bloss aus Kern und Protoplasma bestehenden Zellen allmählig abgelagerten und verdickten Membranen hervorgegangen anzunehmen haben. Die Angabe Claparède's, welcher zwischen den einzelnen Zellwänden eine Intercellularsubstanz beschreibt und abbildet, »welche indess so spärlich vorhanden ist, dass man kaum hie und da ein geringes Auseinanderweichen der Zellwände wahrnimmt«, kann ich nicht bestätigen. Die Zellmembranen verschmelzen hier ganz allgemein mit denen der benachbarten Zellen. Die dadurch entstandenen Wände zwischen den einzelnen Zellen sind stets solide; ebensowenig lässt sich an den Knotenpunkten, an denen häufig vier Zellen zusammenstossen, eine Spaltung derselben in vier Territorien, bedingt durch dazwischen vorhandene Intercellularsubstanz, wahrnehmen. Dieselben erreichen zwar oft eine ansehnliche Dicke, bleiben aber stets compact; die von

1) Müller's Archiv 1846 p. 443.

2) Zeitschr. für wiss. Zoologie VIII, p. 356.

Claparède gezeichnete Höhlung an diesen Stellen habe ich nie auch nur andeutungsweise gesehen. Auch gelingt es nie z. B. durch Kalilauge die einzelnen den Knorpel zusammensetzenden Zellenterritorien zu isoliren, wie es z. B. bei dem Scleroticaknorpel der Cephalopoden, wie wir später sehen werden, möglich ist. Die Verhältnisse der jungen noch im Wachsthum begriffenen Neritinenknorpel, den Modus der Zellvermehrung habe ich ebenfalls genauer untersucht und kann die Claparède'schen Angaben lediglich bestätigen.

Eine Ergänzung derselben kann ich auch noch in Bezug auf das Verhältniss der denselben constituirenden Elemente an den Rändern mittheilen. Die Zellen werden kleiner, namentlich auf Kosten des einen Durchmessers; sie stehen in einzelnen durch ansehnliche breitere Brücken von feinfaserig structurirter Zwischensubstanz getrennten Reihen, die nach dem Rande des Knorpels zu immer schmaler werden, so dass die Randschicht des Knorpels wie die Abbildung zeigt, fast ganz dem fibrillären Bindegewebe gleicht. Die schmalen spindelförmigen Zellen liegen in Längsreihen in der fein längsgefasernten Masse, in welche das Bindegewebe der Muskelsehnen an einigen Stellen deutlich übergeht.

B. Heteropoden.

Bindegewebe der Heteropoden.

Die Classe der Heteropoden verdankt ihr eigenthümlich durchsichtiges Aussehen, ihre gallertige Beschaffenheit und die hieraus resultirende hohe Aehnlichkeit mit der Classe der Medusen der mächtigen Entwicklung eines höchst interessanten durchsichtigen in die Gruppe der Binde-substanzen gehörenden Gewebes, welches fast überall unter der einschichtigen Epidermis vorhanden, an einzelnen Stellen eine Schicht von gegen $\frac{1}{2}$ Zoll Durchmesser und mithin den bei weitem grössten Theil der Masse des Heteropodenleibes bildet. Gegenbaur¹⁾ und Leuckart²⁾ haben in ihren für die Anatomie dieser so höchstinteressanten Thierklasse unentbehrlichen uns noch oft zu citirenden Untersuchungen zuerst dieses Gewebe näher untersucht und namentlich ist es letzterer, dem wir die genauesten Angaben darüber verdanken.

1) Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden. 1855. p. 131.

2) Zoologische Untersuchungen III, p. 7. 1854.

Bei allen den von mir untersuchten Arten (*Carinaria mediterranea*, *Pterotrachea coronata* und *mutica*) ist das Verhalten dieses Gewebes durchweg das gleiche. Ein Stück dieses Gewebes aus der Seite oder vom Rücken des lebenden Thieres entnommen und frisch ohne jeden Zusatz bei starker Vergrösserung untersucht, giebt in der That ein sehr schönes Bild (Fig. 2). Die Grundsubstanz ist absolut structurlos, glashell, durchsichtig, bei Essigsäurezusatz unverändert; ihr Brechungsindex ist nur wenig von dem des Wassers unterschieden. In dieser klaren Grundsubstanz sieht man in nicht unbeträchtlichen Entfernungen von einander zellige Gebilde eingelagert, welche den histologischen Werth von Bindegewebskörperchen haben. Ich halte es für zweckmässig, drei Formen derselben zu unterscheiden, ohne für das erste diesen Unterschieden noch eine tiefere Bedeutung beimessen und das Vorhandensein von Uebergängen bezweifeln zu wollen.

1) Die entschieden häufigsten und jedenfalls am meisten in die Augen fallenden Formen (a) sind Zellen, mit einem verhältnissmässig kleinen Zellkörper und einer förmlich buschartigen, nach allen Seiten fast gleichmässig ausstrahlenden sehr feinen Verästelung, durch welche die Zelle mit ihren Nachbarn zusammenhängt. Das Protoplasma ist ziemlich grobkörnig. In dem lebenden Gewebe ist von Kernen nichts zu sehen, erst der Zusatz von Essigsäure lässt einen, mitunter auch zwei Kerne in der Zelle sichtbar werden. Die am reichsten verästelten Zellen fand ich an grossen Exemplaren von *Pterotrachea cornata*, denen das gezeichnete Präparat entnommen ist. Bei *Carinaria* gleichen diese Zellen mehr den sternförmigen Bindegewebskörperchen der höheren Thiere. Sie sind zwar stets noch reich verästelt, stehen jedoch der allseitigen buschartigen Verästelung, welche dieselben bei *Pterotrachea* zeigen, bedeutend nach. Doch kommt auch bei dieser Species ein ebenso vollständiges Netz anastomosirender Zellen zu Stande wie bei *Pterotrachea*. Auch an einzelnen Stellen des Leibes von *Pterotrachea* selbst z. B. an der Rüsselspitze und auch besonders an den Kiemen schwindet die reiche Verästelung dieser Zellen sehr zusammen und gleichen dieselben dort fast ganz den sternförmigen Bindegewebskörperchen, zwischen welchen und den reich verästelten Formen eine geschlossene Reihe von Uebergängen vorhanden ist.

2) Als eine zweite Form (b) betrachte ich einzelne in der Grundsubstanz eingebettete Kerne, um welche noch eine nicht sehr grosse

Menge deutlich körnigen Protoplasma's gelagert ist. Eine deutliche Gränze findet sich gegen die Grundsubstanz hin nicht. Das Protoplasma wird heller, feinkörniger. Bald unterscheidet man kein deutliches Korn mehr; die nächste Umgebung der Protoplasmaanhäufung erscheint wie durch einen Hauch etwas getrübt und endlich geht auch diese leise Trübung in die vollkommen klare und durchsichtige Grundsubstanz über.

3) Die letzte Form c, d, e, f ist nicht ganz so präcise zu characterisiren, wie die beiden vorhergehenden. Es sind dies ein-, seltener zweikernige Zellen, deren Protoplasma an Masse noch bedeutend das der reich verästelten Zellenformen übertrifft und welche stets eine kugelig runde Form zeigen. Das Protoplasma ist undurchsichtig, grobkörnig. Der Kern bleibt im frischen Zustande und nach Behandlung mit Osmiumsäure unsichtbar. Bei Essigsäurezusatz erscheint er sofort, gross und hell. Innerhalb dieser Formenreihe kommen jedoch noch wieder in Bezug auf die Begrenzung dieser Zellen Verschiedenheiten vor. Was sich gleichzubleiben pflegt ist die kugelige Gestalt und die Grösse dieser Zellen. Die Begrenzung dieser im Querschnitt also rund erscheinenden Zellformen ist entweder unregelmässig mit kleinen Unebenheiten und gezähnelten körnigen Fortsätzen, welche jedoch nie den Werth wahrer Ausläufer erlangen (c). Wenn auch kein scharfer glänzender Contour das Protoplasma von der structurlosen glashellen Zwischensubstanz scheidet, so ist doch von einem Uebergange beider in einander, wie bei der vorher betrachteten zweiten Form, keine Spur. Neben diesen giebt es eine zweite Zellform, deren regelmässig kugelige Gestalt von einem einfachen aber haarscharfen glänzenden Contour begrenzt erscheint. Bei Essigsäurezusatz bleibt, ausserdem dass ein Kern in in ihnen auftritt, ein Theil dieser scharfcontourirten Zellen ganz unverändert (d), eine eben so grosse Anzahl sieht man sich jedoch deutlich mit einem doppelcontourirten messbaren Saum umgeben (e). Einige Male, jedoch sehr selten, sah ich ganz deutlich aus diesen scharf theils einfach theils doppelt contourirten Zellen einen verhältnissmässig langen starren geraden unverästelten Fortsatz hervorgehen. War eine doppelt contourirte Membran vorhanden, so durchbohrte der Fortsatz dieselbe deutlich (Fig. 2, f).

Es zeigt das soeben in seinen Grundzügen beschriebene Bindegewebe der Heteropoden eine ganz überraschende Uebereinstimmung mit der Binde substanz des Tunicatenmantels, wie wir dieselbe

aus den schönen Untersuchungen Franz Eilhard Schulze's¹⁾ kennen gelernt haben. Die erste aus dem Bindegewebe der Heteropoden beschriebene verästelte Zellform kommt nach F. E. Schulze allen von ihm untersuchten Thieren zu. Eine so reiche Verästelung wie bei den Heteropoden scheint jedoch bei den Tunicaten nicht vorzukommen, und habe ich, der ich das Bindegewebe von mehreren dieser Classe angehörigen Thieren im frischen Zustande untersuchte, stets nur die von F. E. Schulze beschriebenen und abgebildeten Formen vorgefunden. Doch kann dieser Unterschied ja nur eine quantitative Bedeutung haben, da bei Pterotrachea selbst an den oben erwähnten Stellen Uebergänge zwischen den reich verästelten und einfach sternförmigen Formen vorkommen. Das Vorhandensein einer besonderen Membran um dieselben halte ich für die so reich verästelten Zellen bei Pterotrachea wenigstens für unmöglich. Ich glaube diesen Zellen selbstständige Contractionen, Gestaltveränderungen, amöboide Bewegungen zuschreiben zu müssen. Es kommen jedoch nur bei grosser Ausdauer und langer Beobachtungszeit einige und dann noch sehr geringe Gestaltveränderungen vor, wie bei einem so kalttemperirten Thiere auch nicht anders zu erwarten; die Frage, ob diese Zellen auch eine formative Thätigkeit äussern und mit zur Bildung der Intercellularsubstanz beitragen, glaube ich bejahen zu müssen. In der Rüsselspitze und dem bindegewebigen Gerüst der Kiemen kommen ganz allein diese sternförmigen Zellen vor und sind mithin die einzigen Elemente auf welche die Bildung der Zwischensubstanz — welche hier nur spärlich vorhanden ist — zurückgeführt werden könnte.

Die zweite Zellform, welche eigentlich nur noch Zellenreste darstellt, ist ebenfalls von F. E. Schulze von *Salpa maxima* beschrieben worden. Ihre Deutung ist verhältnissmässig leicht. Ich kenne keinen schönern Beweis für die Richtigkeit der Schwann'schen Bindegewebstheorie wie diese Kerne umgeben von einem in die Grundsubstanz ganz continuirlich übergehenden Protoplasma, so dass dieselben wie von einem Hof umgeben erscheinen. Die Entstehung der Zwischensubstanz aus dem Protoplasma kann hier gleichsam in flagranti beobachtet werden.

Ueber das Verhältniss der dritten im Bindegewebe der Hete-

1) Zeitschr. für wiss. Zoologie Bd. XII. 1862. p. 177.

ropoden vorkommenden Zellform, welche ganz mit denselben eigenthümlichkeiten und Modificationen von F. E. Schulze aus dem Bindegewebe von *Salpa maxima* beschrieben worden ist, zu den beiden ersten, ist es schwer zur Klarheit zu gelangen. Die Frage ob Uebergänge zwischen der ersten und der dritten Form vorkommen ist mit Gewissheit nicht zu entscheiden. Am meisten Aehnlichkeit besitzen die buschförmig verästelten Zellen noch mit den Zellen der dritten Form, welche zwar eine kugelige Gestalt aber keine Membran besitzen, ja nicht einmal durch einen scharfen Contour von der Grundsubstanz getrennt sind, wenn auch von einem Uebergange beider in einander nicht die Rede sein kann. Nehmen wir an, dass eine reich verästelte Zelle, der wir ja die Fähigkeit selbstständiger Contractionen zuschreiben, ihre Fortsätze sämmtlich eingezogen hat, so haben wir ganz das Bild dieser membranlosen kugeligen Zellen. Ob derartige Vorgänge aber auch wirklich in dem lebenden Gewebe vorkommen, wage ich nicht zu behaupten. Zwischen beiden Formen vermittelnde Stadien habe ich nicht gesehen. Ganz dieselbe Unklarheit herrscht auch über das Verhältniss dieser dritten Zellform zu denjenigen Zellen, deren Protoplasma direct in die Zwischensubstanz übergeht. Ich möchte vermuthen, dass bei ersteren die Umwandlung des Protoplasma in Intercellularsubstanz durch eine viel langsamere und vielleicht auch periodische Ablagerung der erhärteten feinen äussersten Protoplasmaschichten — Membranen — zu Stande kommt, während bei den letzteren der Prozess um vieles schneller von der Peripherie zum Centrum vorschreitet, und nicht eine äusserst feine Randschicht nach der andern sondern die ganze Zelle fast gleichzeitig in Intercellularsubstanz umwandelt. Die vermittelnden Stadien zwischen beiden Extremen würden auch hier wieder die indifferenten membranlosen Zellen von kugeliger Gestalt darstellen.

Hauthöcker von *Carinaria*.

Ein ganz besonderes Interesse gewährt es, eine eigenthümliche Modification der grossen kugeligen Zellform, welche in den s. g. Hauthöckern von *Carinaria* vorkommt, zu studiren. Das ganze Thier ist mit etwa über stecknadelknopfgrossen hellen, weisslichen opalisirenden Höckern von knorpeliger Consistenz übersät. Fig. 3 stellt einen derselben im Durchschnitt dar. Die Epidermis hat an

der Bildung derselben keinen Antheil sondern überzieht dieselben nur in einfacher Schicht. An der Basis des Höckers sieht man das gewöhnliche Bindegewebe der Heteropoden; die verästelten Zellen erscheinen hier, wie bei *Carinaria* überhaupt der Fall, mehr sternförmig und den Bindegewebskörperchen der Wirbelthiere ähnlicher wie den reich verästelten Zellen von *Pterotrachea*. Sehr häufig finden sich zwischen denselben die grossen runden doppelt contourirten Zellen. Gegen die Mitte des Höckers nehmen dieselben an Grösse noch zu; es theilen sich die Kerne, sie zerfallen in zwei bis mehrere Zellen, welche durch Scheidewände getrennt werden; es bildet sich endlich eine völlige concentrische Schichtung um die einzelnen, eine ganze Brut von Tochterzellen enthaltenden Mutterzellen heraus, so dass das Bild ganz an die bekannten zusammengesetzten Knorpelzellen der Wirbelthiere erinnert und man normalen Wirbelthierknorpel vor sich zu haben glauben würde, wenn nicht zwischen den einzelnen von concentrischen Schichten umgebenen Zellen auch noch das reich verästelte Netz der Bindegewebskörperchen vorhanden wäre. So aber gleicht dies Gewebe mehr einem gemischten Enchondrom. Ein bestimmter Unterschied zwischen Zellmembran und Intercellularsubstanz lässt sich auch an diesen Hauthöckern nicht nachweisen. Die innersten also jüngstgebildeten concentrischen Ringe erscheinen noch scharf und deutlich gezogen. Je weiter man aber nach aussen geht, desto mehr verschwinden die Ringe und sind endlich von der homogenen Grundsubstanz nicht mehr zu unterscheiden. Niemand, der ein derartiges Präparat gesehen hat, wird die völlige Uebereinstimmung mit echtem Knorpel leugnen können; auch lassen sich weder morphologische noch chemische Unterschiede nachweisen. Doch lässt sich die Entwicklung dieser Knorpelzellen aus den gewöhnlichen scharf-, bisweilen auch doppelt contourirten kugeligen Bindegewebszellen durch die geschlossene Uebergangsreihe der an der Basis des Hauthöckers vorkommenden Formen deutlich verfolgen, und gewähren diese Hauthöcker einen sehr schönen Beweis gegen die spezifische Verschiedenheit des Knorpels von dem gewöhnlichen Bindegewebe.

Zungenknorpel von *Pterotrachea*.

Ehe ich das Bindegewebe der Heteropoden verlasse, will ich noch der hier ebenfalls wie bei den schon behandelten Gasteropoden histiologisch besonders interessanten Zungenknorpel, welche ich von

Pterotrachea coronata genauer untersuchte, gedenken. Huxley¹⁾ hat schon bei *Firoloides Desmarestii* die Aehnlichkeit dieses Gewebes mit dem Knorpel erkannt. Ueberraschend ist die Uebereinstimmung, welche dieses überaus schöne Gewebe mit den von F. E. Schulze aus dem gemeinsamen Mantel einer Colonie von *Aplidium* beschriebenen und abgebildeten Zellen zeigt, welche überhaupt die Mäntel vieler Ascidier zusammensetzen. Die Hauptmasse des Zungenknorpels (Fig. 4) ist aus sehr grossen blasigen Zellenräumen zusammengesetzt, welche durch feine, harte, glänzende und starre, deutlich längsgestreifte Scheidewände getrennt sind, deren Längsstreifung auf die Entstehung derselben aus der Verschmelzung feiner auf der Oberfläche abgelagerter Membranen mit denen der benachbarten Zellen hinweist. Die Aehnlichkeit mit einem Pflanzengewebe ist auf den ersten Blick sehr gross. Die mächtigen Zellen geben schon bei Betrachtung mit blossen Auge dem Zungenknorpel ein eigenthümlich blasiges Aussehen. Die von den Scheidewänden eingeschlossen kugelig polygonalen mächtigen Hohlräume sind zum grössten Theil mit Intracellularflüssigkeit angefüllt, gewöhnlich ist nur noch — ganz wie F. E. Schulze es beschreibt — ein geringer Haufe Protoplasma an einer Wand oder in einer Ecke der Zelle angehäuft, von welchem Fäden und unregelmässige Ausläufer wie Arme sich zu den anderen Wänden der Zelle herüberstrecken. Am frischen Object gelang es in diesen Protoplasma - Pseudopodien eine, wenn auch sehr langsame Protoplasmaströmung wahrzunehmen. Im Protoplasma der lebenden Zellen war der Kern unsichtbar; erst nach Essigsäurezusatz erschien derselbe. F. E. Schulze beschreibt und zeichnet zwischen den einzelnen Zellen, namentlich an Stellen, wo mehrere Maschenräume des Gewebes zusammenstossen »wenig Grundsubstanz mit sternförmigen Zellen«. Ich muss gestehen, dass ich hierauf bei meinen Beobachtungen nicht besonders geachtet habe, und will daher das Vorkommen derselben an meinem Object wenigstens nicht direct in Abrede stellen. Auf der von dem frischen Präparat sofort angefertigten Zeichnung ist nichts derartiges zu sehen und erscheint in dieser Beziehung das Gewebe desselben mit dem der Zungenknorpel von *Neritina* ganz identisch. — An den freien Rändern des

1) On the morphology of Cephalous Mollusca. Transactions of the Royal Society of London 1853. Part I, p. 31.

Knorpels werden die Zellen ganz klein und zeigen noch keine Intracellularflüssigkeit, welche erst in den vorgerückteren Altersstadien der Zellen dieses Gewebes, wie sie im Innern der Zungenknorpel vorkommen, zur Ausbildung zu kommen scheint.

C. Cephalopoden.

Fibrilläres Bindegewebe der Cephalopoden.

Das fibrilläre Bindegewebe dieser Thiere untersucht man am besten im frischen Zustande, indem man das lockere, eine dicke Scheide um den in der Axe der Arme gelegenen Nervenstamm bildende Gewebe unter das Mikroskop bringt. Dasselbe ist durch seinen hohen Wasserreichthum ausgezeichnet. Es gleicht dem embryonalen Bindegewebe der höheren Thiere so, dass man es damit verwechseln kann, nur sind die lockig geschwungenen feinen und gröberen Fasern etwas steifer gehalten wie bei den Wirbelthieren. An zelligen Elementen finden sich reich verästelte sternförmige Bindegewebskörperchen und daneben Zellen, deren Protoplasma noch in Umwandlung in fibrilläres Bindegewebe begriffen ist, Belege für die Richtigkeit der Schwann-M. Schultze'schen Ansicht, wie sie schon nicht in der embryonalen Cutis der Säugethiere vorkommen.

Blutgefässe und Blut der Cephalopoden.

Es ist hier der Ort, einige Bemerkungen über die Struktur der feineren Gefässe, die gerade in diesem Untersuchungsobject besonders zahlreich und günstig sind, anzuschliessen. Fig. 5 stellt die Auflösung eines feinen Gefässstammes in Capillaren dar. Man sieht deutlich, dass die Wand der Gefässe aus sehr platten Endothelien zusammengesetzt ist, deren Kerne schon ohne Essigsäurezusatz sichtbar sind. Die Kerne der Endothelien ragen theils in das Gefässlumen hinein, theils sitzen sie der Gefässwand buckelartig auf. H. Müller beschreibt in seinem für die Histologie der Cephalopoden überhaupt classisch gewordenen und von uns noch oft zu citirenden Berichte über seine im Herbst 1852 in Messina angestellten Untersuchungen ¹⁾ »zahlreiche Ausläufer von Gefässen, die nur als seröse Gefässe aufgefasst werden können, da sie viel zu dünn sind

1), Zeitschr. für wiss. Zoologie 1853. Bd. IV, p. 338.

um Blutkörperchen durchzulassen. Es sind äusserst reiche und weithin ausstrahlende auch unter sich anastomosirende Ramificationen, welche nicht selten besonders an den dickeren Theilungsstellen mit Kernen versehen sind. Ihre wirkliche Hohlheit konnte durch Injection nachgewiesen werden. Die feinsten Reiser hängen mit einem Netz von Zellen zusammen, deren ramificirte Ausläufer an Reichtum und Ausdehnung nur mit den grössten Knochenkörperchen der höheren Thiere verglichen werden können.« Diese höchst interessanten Angaben H. Müller's kann ich im gewissen Sinne bestätigen. Es scheint, wie auch die Abbildung zeigt, ein Netz von Bindegewebszellen mit dem Lumen des Gefässes in offener Communication zu stehen. Leider habe ich es versäumt Injectionen anzustellen, welche allein in dieser Frage entscheiden konnten. Auch ist es mir nicht gelungen, diese mit dem Gefäss in Verbindung stehenden Zellen zu einem so ausgedehnten Netz zu verfolgen, wie Müller beschreibt. — Die Blutkörperchen der Cephalopoden, welche schon von Lebert und Robin ¹⁾ beschrieben wurden, sind den farblosen Blutkörperchen der Wirbelthiere nahe verwandt.

Kopfknochen der Cephalopoden.

Besonderes histiologisches Interesse gewährt das Studium der bei den Cephalopoden hoch entwickelten, durch eine festere und consistentere Intercellularsubstanz von den übrigen Bindesubstanzen ausgezeichneten Knorpelformen. Der Kopfknochen, welcher am besten an frischen feinen Schnitten untersucht wird, zeigt bei Betrachtung mit blossen Auge Aussehen und Consistenz ganz wie Wirbelthierknorpel. Unter dem Mikroskop erscheinen in der structurlosen Zwischensubstanz reich verästelte anastomosirende Zellen. Fig. 6 stellt einige derart aus dem Kopfknochen von *Octopus vulgaris* dar. Bald sind die Fortsätze allseitig, bald vorwiegend nach einer Seite hin gerichtet. Sehr interessante Bilder bot der Kopfknochen von *Sepia* (Fig. 7). Die ganze Intercellularsubstanz fast erschien bei Betrachtung mit den stärksten Objectiven — Hartnack's Linse IX — fein längsgestreift. Bei näherer Untersuchung ergab sich, dass diese feine Längsstreifung durch die letzte und feinste Verästelung der von den Knorpelzellen ausgehenden Fortsätze bedingt wurde. Die

1) Müller's Archiv. 1846. p. 122.

Knorpelzellen zeigten eine sehr reiche, jedoch stets nach einer Seite hin gerichtete Verästelung. Die langen Ausläufer verlaufen parallel neben einander und verästeln sich fortwährend unter spitzen Winkeln noch feiner, bis endlich die ganze Intercellularsubstanz ein längsstreifiges Aussehen annimmt. — Bemerkenswerth ist noch, dass der Kopfknochen der Cephalopoden stets, wenn auch nur sparsam Capillaren enthält.

Aequatorialring von Sepia.

Unstreitig von dem grössten allgemein histologischen Interesse ist die Structur des s. g. Aequatorialringes im Auge der Sepia. Es gebührt V. Hensen ¹⁾ das hohe Verdienst die in dieser knorpeligen Bildung vorkommenden höchst eigenthümlichen Zellenformen zuerst entdeckt und ihre Uebereinstimmung mit pflanzlichen Zellen erkannt und scharf begründet zu haben. Obwohl ich mich lange und eingehend mit diesen für die Histiologie so höchst interessanten Zellen welche eine fast vollständige Analogie mit dem Pflanzengewebe zeigen, beschäftigt habe, so vermag ich doch den Resultaten der meisterhaften Untersuchung Hensen's, die ich durchweg bestätigen kann, nur wenig Neues von Bedeutung hinzuzusetzen.

An feinen senkrechten Schnitten durch den Aequatorialring der Knorpelhaut (Fig. 8) erscheint derselbe ganz aus einer einzigen Schicht von Knorpelzellen zusammengesetzt in der Art, dass stets eine einzige Zelle sich durch die ganze Dicke des Knorpels hindurch erstreckt. Ausnahmen wie bei a sind sehr selten. Was jedoch diesen Knorpel vor allem auszeichnet, ist der Umstand, dass die von den einzelnen Zellen gebildeten Territorien der Intercellularsubstanz nicht mit einander verschmolzen sind wie bei jedem andern bis jetzt noch bekannt gewordenen Knorpel ²⁾ sondern durch deutliche Contouren

1) Ueber das Auge einiger Cephalopoden (besonders abgedruckt aus der Zeitschr. für wiss. Zoologie 1865. Bd. XV. p. 15).

2) Ich vermuthete, dass die interessanten von Kölliker (Untersuchungen zur vergl. Gewebelehre p. 114. Taf. III, 35, 36, 37) beschriebenen Knorpel der Kiemenfäden von Sabella, einer Annelide, die gleichen Verhältnisse zeigen. M. Schultze zeigte mir in Nizza an der prachtvollen Sabella pavonina diese Knorpel. Doch habe ich sie damals nicht näher untersucht. Erst später glaubte ich mich zu erinnern, Contouren zwischen den einzelnen Zellmembranen gesehen zu haben.

schon am frischen Präparat geschieden erscheinen und sich durch die Moleschottsche Kalilauge von $33\frac{1}{3}\%$ die einzelnen Knorpelzellen mit den von ihnen gebildeten Territorien vollständig isoliren lassen. Fig. 9 stellt eine Reihe auf diese Weise mit ihren Knorpelmembranen aus dem frischen Knorpelringe isolirter Zellen dar, an denen man die Verhältnisse ebenso deutlich ja mitunter noch besser wahrnimmt wie an den feinsten senkrechten Durchschnitten. Ein Aufenthalt von höchstens einer halben bis zu einer ganzen Minute in der Kalilauge genügt zur Isolation der frischen Zellen vollständig. Ein längeres Verweilen geschieht nur auf Kosten des feineren histologischen Details. Die Wände zwischen den einzelnen Zellen sind gewöhnlich dünn, zeigen aber dafür nach der Aussen- und Innenseite des Auges eine sehr beträchtliche Verdickung und in derselben 2—4 parallele einer concentrischen Schichtung entsprechende Streifen. Die Knorpelzelle enthält in ihrem grobkörnigen Protoplasma einen mitunter auch zwei Kerne. Die Contouren erscheinen ausserordentlich unregelmässig und sind namentlich an den der Aussen- und Innenseite des Bulbus entsprechenden Seiten häufig gar nicht deutlich sichtbar und von der Intercellularsubstanz, in welche sie überzugehen scheinen, nicht zu unterscheiden, wenigstens nicht durch einen scharfen Contour zu trennen. Es beruht dies auf der namentlich an diesen Stellen sehr hohen Entwicklung eines Systems feiner ausserordentlich reich verästelter Fortsätze und Ausläufer der Zellsubstanz, welche sich allmählig mit dem weiteren Eindringen in die Intercellularsubstanz bis zur äussersten Zartheit verschmälern. Das Aussehen der dicken concentrisch geschichteten Zellenwände ist ein sehr fein längsstreifiges, ovalkörniges (Hensen). Sie erscheinen auf Durchschnitten meist fein punktirt; manchmal erscheinen die Punkte jedoch in der Richtung der Längsaxe der Zelle strichförmig verlängert und lässt sich ein solcher Punkt häufig bei Veränderung der Einstellung durch die ganze Dicke der Wand hindurch verfolgen. Diese Thatsachen sind jedoch nur durch die stärksten Vergrösserungen zu ermitteln und kann ich nicht umhin den hohen Scharfsinn und die Beobachtungsgabe Hensen's zu bewundern, der diese Verhältnisse so scharf und wahr an in Kali bichromicum erhärteten Augen erkannte. Ich habe vergleichungsweise auch längere Zeit in Kali bichromicum gelegene Augen untersucht und sind an diesen die Verhältnisse um vieles schwieriger zu erkennen wie an frischen Präparaten. Namentlich sind an denselben die Knorpelkörper stets

retrahirt und erscheinen durch einen einfachen Contour begrenzt; von der im frischen Zustande deutlich vorhandenen Ausfaserung der Zelle an ihren schmalen Enden, welche den Uebergang zu den feinen Porenkanälen der Grundsubstanz bildet, ist an diesen Präparaten keine Spur sichtbar. Und gerade dieser vermittelnde Uebergang der sich beständig verfeinernden Ausläufer der Zelle in die feinen Streifen der Intercellularsubstanz ist der sicherste Beweis für die Richtigkeit der Deutung Hensen's, welcher die feine Streifung, welche den verdickten Enden ihr ovalkörniges Aussehen verleiht, mit den Porenkanälen der pflanzlichen Zellen parallelisirte. Es ist in der That häufig fast eine Unmöglichkeit am frischen Präparat zu entscheiden, wo die Zelle aufhört und die Knorpelsubstanz beginnt; nicht dass beide in einander allmählig übergangen, sondern die Configuration der Gränze beider ist durch die zahllosen feinen Ausläufer eine so complicirte geworden, dass unsere besten Objective sie jetzt noch kaum aufzulösen vermögen. An einigen Präparaten (z. B. Fig. 9 d) kann man die Fortsetzungen der Zellsubstanz genau bis zum ersten concentrischen Streifen in die Zwischensubstanz hinein verfolgen. Jenseits des Streifen beginnt eine feine Strichelung der Zwischensubstanz, die directe verfeinerte Fortsetzung der Protoplasmafortsätze. Ich will noch erwähnen, dass an einigen Zellen auch die Seitenwände eine beträchtlichere Verdickung und Durchbohrung durch Porenkanäle zeigen, die jedoch hier sich selten bis zu dem Grade verfeinern wie an den verdickten Enden, so dass sich oft die einzelnen Fortsätze des Zellprotoplasma bis an die Gränze der von der Zelle gebildeten Knorpelmembran verfolgen lassen (Fig. 9 c, e, f). Ich stehe daher nicht an, den von Hensen begründeten vollständigen Parallelismus zwischen diesem und echtem pflanzlichen Gewebe, die Zusammensetzung der Intercellularsubstanz aus den von den einzelnen Zellen gebildeten Membranen sowie das Vorhandensein von echten Porenkanälen durchweg anzuerkennen.

Orbitalmasse der Cephalopoden.

Bei allen Cephalopoden liegt um das Ganglion opticum eine nicht unbeträchtliche Quantität einer weichen hellgelben fettartigen Masse, über deren Functionen die Vermuthungen der Autoren bis jetzt sehr getheilt gewesen sind. Ich habe sie genauer untersucht und finde, dass diese Bildung eine Anhäufung eines an Zellen enorm reichen

Gewebes darstellt, welches zu derjenigen Form des Bindegewebes gehört, welche aus der Anatomie der Säugethiere seit einiger Zeit als areoläres Bindegewebe (adenoides Gewebe His's) bekannt ist und dessen grosse Verbreitung namentlich in den lymphoiden Organen uns neuere Untersuchungen kennen gelehrt haben. In der That bekommt man durch die Auspinselung feiner nach vorheriger Erhärtung des weichen Organs in Spiritus gewonnener Schnitte ganz die bekannten von His und Billroth aus der conglobirten Substanz der Lymphdrüsen gewonnenen Bilder: kleine runde Zellen, welche in den Maschen eines feinen aus sternförmigen Zellen zusammengesetzten Gerüstes hängen. So sehr ich auch darauf achtete, habe ich ein derartiges Gewebe nur an dieser einzigen Stelle in der höchstorganisirten Klasse des Molluskentypus aufgefunden.

II. Nervengewebe.

Wenn ein Capitel der Histologie der Mollusken bereits eine befriedigende Darstellung erhalten hat, so kann man dies mit dem meisten Recht von der Strukturlehre der Elementartheile des Nervensystems, der Ganglienzellen und Nervenfasern behaupten. Die schönen ausserordentlich sorgfältig nach den neuesten Methoden angestellten Untersuchungen von R. Buchholz¹⁾ und G. Walter²⁾ haben uns die Struktur der Ganglienzellen der Mollusken in wünschenswerther Klarheit und Schärfe dargelegt. Ich habe im frischen Zustande die Centralorgane der Cephalopoden, Heteropoden und einiger Opisthobranchier untersucht, muss aber bekennen, dass ich es nicht soweit in der Beherrschung und Vervollkommnung meiner Isolationsmethoden — die Bewohner des Meeres erfordern eine andere Behandlung wie die des süssen Wassers —, von denen ich am meisten Jodserum, Oxalsäure und die verdünnte Chromsäure benutzte, gebracht habe, um Präparate und Bilder zu erhalten, die sich den von Buchholz von Süsswassergasteropoden gewonnenen hätten

1) Reichert und du Bois-Reymond, Archiv für Anatomie und Physiologie 1863.

2) Mikroskopische Studien über das Centralnervensystem wirbelloser Thiere. Bonn 1863.

an die Seite stellen können. Ich ziehe es daher vor nur ganz kurz die Hauptresultate meiner Untersuchungen, die fast durchgehend eine Bestätigung der Angaben von Buchholz geben, zusammenzustellen.

Ganglienzellen.

Die Ganglienzellen der Mollusken bestehen ebenso wie bei den Wirbelthieren ¹⁾ aus zahlreichen in den verschiedensten Richtungen verlaufenden äusserst feinen Fibrillen und aus körniger interfibrillärer Substanz. Eine besondere Membran fehlt. Was den runden stets ein oder selten mehrere glänzende Kernkörperchen zeigenden Kern anbetrifft, so kann ich für alle untersuchten Gasteropoden und auch für die Heteropoden die Angabe von Buchholz bestätigen, dass mit zunehmenden Dimensionen der Ganglienzelle auch der Durchmesser des Kerns gleichmässig zunimmt. Für die Centralorgane der Cephalopoden scheint mir jedoch dieses Gesetz nicht durchgehend von Gültigkeit; doch weiss ich nicht anzugeben, durch welche complicirenden Verhältnisse dasselbe Ausnahmen erleidet. Die Nervenfasern, die Fortsätze der Ganglienzelle gehen stets aus der Substanz derselben hervor, in der Art, dass die Fibrillen an den Abgangsstellen der Fortsätze eine bestimmte parallele Richtung annehmen und sich zu mehr oder minder feinen Strängen zusammenlegend von dem Zellenkörper abtreten. Die Anzahl und das Kaliber der von einer Ganglienzelle abgehenden Fortsätze variirt sehr, und ist das Studium derselben ein sehr schwieriges und bedarf der vollkommensten Beherrschung der Methoden. Ebenso wenig wie Buchholz habe ich Verbindungen der abgehenden Nervenfasern mit dem Kern der Ganglienzelle wahrgenommen.

Verästelung der Nervenfasern.

Die Nervenfasern der Mollusken, welche, wie ihr Verhältniss zur Ganglienzelle ergibt, als den Axencylindern der Wirbelthiere homolog betrachtet werden müssen, zeigen durchweg eine fibrilläre Struktur. Im Parenchym der Organe verlaufend werden sie durch

1) Max Schultze, *Observationes de structura cellularum fibrarum-que nervearum* Bonn 1868. p. 5.

Abgabe von Aesten fortwährend feiner. Die Verästelung geschieht entweder einfach dichotomisch, oder es liegt ein Kern und um denselben etwas körnige protoplasmatische oder interfibrilläre Substanz an der Theilungsstelle. Am bekanntesten ist dies Verhältniss an den durchsichtigen Heteropoden geworden, wo es in der That auch ganz ausserordentlich schön und deutlich sichtbar ist. Leydig hat dasselbe in einer kleinen für die mikroskopische Kenntniss der Heteropoden jedoch Epoche machenden Arbeit ¹⁾ zuerst beschrieben und abgebildet, und seine Nachfolger, Gegenbaur und Leuckart haben dasselbe bestätigt. Auch ich vermag seiner Beschreibung nichts Neues hinzuzufügen und verweise nur auf die Fig. 5 gegebene Abbildung einer solchen Nervenverästelung. Bemerkenswerth ist noch, dass nicht blos an den Theilungsstellen, sondern auch inmitten des ungetheilten Verlaufs einer Nervenfaser Anschwellungen derselben vorkommen, welche einen Kern und etwas körnige Substanz enthalten.

Ganz das gleiche Verhalten, wenn auch viel seltener und schwieriger zu beobachten, habe ich auch an den Nerven in der Cutis der Cephalopoden gefunden. Fig. 10 stellt zwei Nervenfasern aus einem in der Haut von Octopus verlaufenden Nervenstämmchen dar. Die stärkeren Fasern wie a sind von einem echten aus platten Bindegewebszellen zusammengesetzten Neurilemma bekleidet, auf dessen Existenz die der Nervenfaser anliegenden ovalen Kerne hinweisen. Die feineren Nervenfasern entbehren einer deutlich ausgebildeten Schwann'schen Scheide. Die Faser b theilt sich fast in rechtem Winkel. An der Theilungsstelle liegt ein kleiner runder Kern. Es ist diese Nerventheilung mit Kernen an der Theilungsstelle in der Haut der Cephalopoden eben nicht ungewöhnlich.

III. Muskelgewebe.

Histologie der Elementartheile.

Wohl kein Gewebe unseres Typus hat eine ähnlich reiche Literatur aufzuweisen, wie dieses, welches mit ganz besonderer Vorliebe von den Mikroskopikern behandelt zu sein scheint. Die ersten

1) Zeitschr. für wiss. Zoologie 1851. III, p. 325.

Angaben finden wir bei Eschricht¹⁾, welcher seine Untersuchungen an Salpen anstellte. Im Anschluss daran wurden von Reichert²⁾ an Gasteropoden und Acephalen, von H. Lebert und Ch. Robin³⁾ an Cephalopoden, Acephalen und Gasteropoden, von Gegenbaur⁴⁾ an Pulmonaten und von Leydig an Paludina⁵⁾ und Carinaria⁶⁾ Untersuchungen angestellt. Von diesen Autoren werden die Muskelfasern fast durchgehend als lange Cylinder oder Fasern mit vielen Kernen beschrieben, und herrscht entschieden das Bestreben vor, dieselben mit den Muskelprimitivfasern der Vertebraten zu parallelisiren. Erst H. Müller brach einer anderen Auffassung Bahn. In seiner vortrefflichen kurzen histiologischen Uebersicht über den Bau der Cephalopoden, welche er in dem Bericht über die im Herbst 1852 von den Würzburger Anatomen in Messina angestellten Untersuchungen herausgab, beschreibt er die Muskelfasern derselben als deutliche einfache Faserzellen mit einem Kern⁷⁾. Dieser Auffassung schlossen sich Leuckart⁸⁾ für die Heteropoden und vor allem Kölliker⁹⁾ in seinen in Nizza im Herbst 1856 über die wichtigsten Classen der Mollusken ausgedehnten Untersuchungen an, und ist dieselbe jetzt wohl als allgemein adoptirt zu betrachten, wenn wir auch noch in einzelnen nach H. Müller's kurzer Mittheilung erschienenen Arbeiten den alten Standpunkt festgehalten finden. So werden von Gegenbaur¹⁰⁾ an Pteropoden und Heteropoden, von Semp er¹¹⁾ an Pulmonaten, von Pagenstecher¹²⁾ an Trochus, von Margo¹³⁾

1) Anatomisk-physiologiske Undersøgelser over Salperne. Kopenhagen 1840. Mir unzugänglich. Auszug in Müller's Archiv 1841. p. 42.

2) Müller's Archiv 1842. Jahresbericht für 1841 p. 285.

3) Müller's Archiv 1846. p. 125.

4) Zeitschr. für wiss. Zoologie 1851. III, p. 383.

5) Zeitschr. für wiss. Zoologie 1850. II, p. 191.

6) Zeitschr. für wiss. Zoologie 1851. III, p. 327.

7) Zeitschr. für wiss. Zoologie 1853. IV, p. 345.

8) Zoologische Untersuchungen III. 1854. p. 11 u. p. 45.

9) Untersuchungen zur vergleichenden Gewebelehre in den Verhandlungen der Phys. Medizinischen Gesellschaft zu Würzburg 1858. Bd. VIII, p. 110.

10) Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden 1855. p. 205.

11) Zeitschr. für wiss. Zoologie Bd. VIII.

12) Zeitschr. für wiss. Zoologie 1859. Bd. XII. p. 306.

13) Sitzungsberichte der Wiener Akademie. Math. Naturw. Cl. XXXIX, p. 559. 1860.

an den verschiedensten Molluskenklassen angehörenden Species, von Leuckart an Salpen¹⁾ und von Leydig an Bullaea, Venus, und Cephalopoden²⁾, sowie an Cyclas³⁾ die Muskelfasern noch in der alten Weise beschrieben. Doch hat letzterer sich neuerdings⁴⁾ im Wesentlichen ganz an die zuerst von H. Müller ausgesprochene Auffassung angeschlossen, welche in der neuesten Zeit besonders durch Weismann's⁵⁾ ausgezeichnete Untersuchungen vertreten worden und jetzt in der That wohl als allgemein verbreitet zu betrachten ist. Als directer Gegner derselben ist Guido Wagener⁶⁾ aufgetreten.

Aus den Untersuchungen dieser Forscher ergibt sich das wichtige Resultat, dass innerhalb des Typus, in den einzelnen Molluskenklassen wesentliche Verschiedenheiten und Abweichungen in der Struktur der Muskelfasern nicht vorkommen. Nach den übereinstimmenden Aussagen der neuesten Beobachter stellen dieselben in allen Klassen spindelförmige, oft sehr — bis zu 1—2''' — lange Gebilde dar, welche aus einer eigenthümlich differenzirten Substanz bestehen und einen Kern, einen centralen körnigen Strang sowie eine feine strukturlose Haut auf ihrer Oberfläche besitzen. Auch meine an Salpen, Gasteropoden, Heteropoden, Acephalen und Cephalopoden angestellten Untersuchungen haben im Wesentlichen zu denselben Resultaten geführt. Ich zerzupfte gewöhnlich die frischen Muskeln in Jodserum, Seewasser oder Humor aqueus des Cephalopodenauges und erst wenn ich mittelst dieser die Garantie einer möglichst geringen Structurveränderung bietenden Methode die feineren Strukturverhältnisse übersehen hatte, wandte ich die Isolation durch Kalilauge von 33 % an. Auch ich fand in den einzelnen Molluskenklassen keine wesentlichen Verschiedenheiten, so dass eine Beschreibung für alle Klassen vollkommen ausreicht. Die einzelnen Differenzen können sehr gut beiläufig erwähnt werden.

Die Form der entweder durch Zerzupfen in frischem Zustande

1) Müller's Archiv 1854. p. 297, 298, 303.

2) Müller's Archiv 1855. p. 50.

3) Vom Bau des thierischen Körpers, Bd. I.

4) Zoologische Untersuchungen II. p. 15.

5) Zeitschrift für rationelle Medicin. Dritte Reihe Bd. XV, 1862. p. 80. Ebendasselbst Bd. XXIII. 1865. p. 35.

6) Reichert und Du Bois-Reymond's Archiv 1863. p. 211.

oder durch Maceration in Kali isolirten Muskelfasern ist stets dieselbe, spindelförmig, in der Mitte breit, an beiden Enden sehr verschmälert, häufig bis fast zur unmessbaren Feinheit ausgezogen (Fig. 11, 13). Die Länge derselben variirt sehr; es kommen z. B. in der Classe der Heteropoden, wo Leuckart dieselben zuerst beschrieben hat, und auch in der Muskelmasse des Mantels der Cephalopoden an ihren Enden äusserst fein ausgezogene Muskelfasern vor, deren Länge bis zu 2''' Par. und noch mehr beträgt. Die kürzesten fand ich bei Chiton, wo dieselben ziemlich breit und ihre Spitzen ziemlich stumpf sind (Fig. 15). Besonders schmal sind sie bei den Salpen, wo, ganz ähnlich wie Weismann¹⁾ es von den Bryozoen beschreibt, die Spitze nicht durch allmälige Verschmälung aus der mittleren Partie sondern ziemlich scharf abgesetzt aus derselben hervorgeht.

Den bei Weitem grössten Theil, ja fast die ganze Muskelfaser bildet die eigentliche Muskelsubstanz. Bei der Untersuchung im frischen Zustande zeigt dieselbe eine gelblich weisse Farbe und einen eigenthümlich matten Glanz. Bei Untersuchung mit Systemen, welche Hartnack's Linse VII entsprechen, erscheint sie noch rein homogen und zeigt nur selten Andeutungen einer feinen Längsstreifung. Bei Anwendung stärkerer Objective, z. B. Hartnack IX — einige Male habe ich auch Hartnack XV à l'immersion angewandt — sieht man sehr schön an Heteropoden und Cephalopoden, wie diese feinen Längsstreifen aus sehr feinen regelmässig in geraden Reihen angeordneten Körnchen bestehen, sowie ich es Fig 12 gezeichnet habe. Meist sind diese Körnchen sehr fein und stehen sehr dicht hinter einander, sodass bei Anwendung nicht sehr starker Objective nur die fibrilläre Längsstreifung, höchstens noch eine feine Punktirung der Längsfibrillen zur Anschauung kommt. Häufig aber — oft sogar in derselben Muskelfaser — kommen Stellen vor, wo die Körnchen etwas grösser werden und nicht mehr unmittelbar hinter einander gereiht erscheinen, sodass jede Längsfibrille nicht mehr durch unmittelbar oder doch äusserst dicht hinter einander liegende, sondern durch wirkliche wenn auch nur kleine Zwischenräume getrennte Körnchen gebildet wird. In diesem Falle können nun zwei Verhältnisse vorliegen. Entweder werden in den einzelnen neben

1) Ztschr. für rationelle Medicin. Dritte Reihe Bd. XXIII, 1865. p. 35.

einander liegenden Fibrillen diese etwas grösseren Körnchen sich unregelmässig zu denen der benachbarten Fibrillen verhalten, oder es wird ein regelmässiges Verhältniss stattfinden, in der Art, dass in den einzelnen Fibrillen die Körnchen und die Zwischenräume zwischen denselben sich entsprechen und genau neben einander liegen, so dass ausser der fibrillären Längszeichnung auch noch eine auf derselben senkrecht stehende zu Stande kommen wird. Wenn in den meisten Fällen diese Verhältnisse auch ausserordentlich fein und nur bei Anwendung der stärksten Objective sichtbar sind, so erreichen doch auch in einzelnen Fällen die Körnchen und die dieselben trennenden Zwischenräume eine bedeutendere Grösse, sodass schon bei Betrachtung mit Objectiven wie Hartnack's VII eine ziemlich ausgesprochene Querstreifung sichtbar wird. Der Unterschied zwischen gewöhnlichen und quergestreiften Muskelfasern ist daher bei den Mollusken durchaus kein spezifischer sondern nur quantitativer Art und lassen sich in der That alle Uebergänge zwischen gröber granulirten und mitunter eine ziemlich deutliche Querstreifung zeigenden und bei ziemlich starken Objectiven noch fast homogen erscheinenden Muskelfasern nachweisen. Von dem Vorkommen der Querstreifung an den Muskeln der Mollusken existiren in der Literatur eine nicht unbeträchtliche Menge von Angaben, welche dazu dienen, diese Erscheinung als eine keineswegs seltene hinzustellen. Unter den Molluscoiden fand Eschricht dieselbe sehr ausgeprägt an Salpen, wo Leuckart dieselbe bestätigte, und bei den Bryozoen wurde dieselbe von Milne Edwards und Leydig aufgefunden, wo jedoch Weismann dieselbe nicht bestätigen konnte. Unter den echten Mollusken sind bei den Acephalen von H. Lebert und Ch. Robin im Fusse von *Pecten*, von Margo im Schliessmuskel von *Anodonta*, bei den Gasteropoden von Gegenbaur im Retractor oculi der Pulmonaten, von Leydig bei *Paludina*, von Reichert und später von Pagenstecher im Schlundkopf von *Turbo* und *Trochus* quergestreifte Muskelfasern beschrieben worden. Bei den Cephalopoden haben endlich Leydig in der Schlundkopfmuskulatur und H. Müller im Herzen und der Aorta, am ausgeprägtesten aber in den Kiemenherzen Querstreifung beschrieben. Ich habe namentlich an Heteropoden und Cephalopoden die Reihe der Uebergänge am vollständigsten nachweisen können. Entnahm man ein Präparat dem Mantel der Cephalopoden oder der Flosse der Heteropoden, so waren in vielen Muskelfasern die

die Fibrillen constituirenden Körnchen von einer so enormen Feinheit, dass dieselben auch bei Anwendung der stärksten Objective höchstens nur als fein punktirt erschienen. Verfolgte man eine solche Muskelfaser in ihrer ganzen Länge, so sah man häufig an einzelnen Stellen die Körnchen grösser und die körnige Zusammensetzung der Fibrillen deutlicher werden. In vielen andern Muskelfasern desselben Präparats war dieselbe durchweg deutlich. Die einzelnen Fibrillen lagen dann entweder noch unregelmässig neben einander, oder es kam auf die oben schon erwähnte Weise, durch das Nebeneinanderliegen der Körnchen der einzelnen Fibrillen, eine quere auf der fibrillären Längsstreifung senkrecht stehenden Querstreifung zu Stande. Derartige Muskelfasern liessen sich bei einer Vergrösserung von Hartnack IX in fast jedem den oben genannten Theilen entnommenen Präparat nachweisen. Bei der Untersuchung der von H. Müller angegebenen Theile, des Herzens und der Aorta, besonders aber der Kiemenherzen zeigten sich diese Verhältnisse am besten. Doch kamen in allen diesen Theilen neben einer mitunter recht deutlich ausgesprochenen Querstreifung auch sehr viele Muskelfasern vor, welche zwar eine sehr grobgranulirte contractile Substanz aber keine oder nur eine sehr schwache Andeutung von quergestreifter Anordnung zeigten. Ja ich möchte fast behaupten, dass die letztere Form in den Kiemenherzen von Octopus die häufigere war. (Fig. 13.) Am deutlichsten, viel vollkommener wie je in den Kiemenherzen habe ich die Querstreifung im Schlundkopf von *Neritina fluviatilis* ausgesprochen gesehen. Es kommen an dieser Stelle zwei verschiedene Formen von Muskelfasern vor, lange schmale Fasern mit deutlicher Längsstreifung und dicke, sehr brüchige Fasern, welche mit den Muskelp primitivbündeln der Wirbelthiere hohe Aehnlichkeit zeigen. Zwischen beiden Formen finden sich übrigens Uebergänge. Diese letztere Form (Fig. 17) eben ist es, welche das Phänomen der Querstreifung im höchsten Grade zeigt, sowohl im frischen Zustande in Wasser, wie auch in noch höherem Grade nachdem die frische Faser eine Minute mit kalt concentrirter Oxalsäure behandelt wurde. Man glaubt in der That quergestreifte Muskulatur eines Wirbelthieres vor sich zu haben!

Die genauesten Angaben über die Struktur der contractilen eigentlichen Muskelsubstanz haben Guido Wagner und Margo geliefert. Namentlich verdienen die Angaben des letzteren Forschers, obwohl derselbe durch die Schuld seiner Methoden über die Histo-

logie und Entwicklungsgeschichte der Muskelfasern zu gänzlich isolirt dastehenden, ja von G. Wagner als direkt falsch nachgewiesenen Resultaten gelangt ist, über diesen Punkt wenigstens alle Beachtung. Er hat mit sehr starken Objectiven gearbeitet und an den Schliessmuskeln von Anodonta sehr wohl den durchgängigen Aufbau der einzelnen die Muskelfasern zusammensetzenden Fibrillen aus diesen Körnchen, so wie die in ein und derselben Muskelfaser auftretenden durch das grössere oder geringere Volum der Körnchen und der Zwischenräume bedingten Verschiedenheiten und die im ersten Falle so leicht entstehende Querstreifung gesehen. Die Uebergänge zwischen den grösseren und kleineren Körnchen sind ihm zwar entgangen. Doch steht er nicht an, diese beiden Formen als im Wesentlichen identisch zu bezeichnen. Was aber seiner Arbeit einen ganz besonderen Werth verleiht, ist der Umstand, dass er die classischen Untersuchungen, welche Brücke mit Hülfe des polarisirten Lichts über die Struktur der quergestreiften Muskeln anstellte, auch an den Muskelfasern der Mollusken nachgemacht hat. Er fand dass an den quergestreiften Stellen die grösseren die Querstreifung bedingenden Körnchen das Licht doppelt brechen, während die homogene Grundsubstanz stets isotrop ist. Brachte er ein Selenitplättchen unter das Object, so erschienen die anisotropen Körnchen bei gekreuzten Nicol's blau, während die Zwischensubstanz die durch das Selenitplättchen erzeugte purpurrothe Farbe des Sehfeldes zeigte. Margo steht daher nicht an, diese Körnchen direkt als *sarcous elements* zu bezeichnen. Wie sich die feineren Körnchen an denjenigen Stellen, wo noch keine gröbere Granulirung und Querstreifung vorhanden ist, verhalten, theilt er leider nicht mit; er scheint überhaupt nur die ausgeprägt quergestreiften Stellen mittelst polarisirten Lichts untersucht zu haben.

Nach Guido Wagner's Untersuchungen erscheint die Muskelsubstanz deutlich und regelmässig fein längsstreifig, aus einzelnen in der Längsrichtung der Muskelfaser parallelen Fibrillen zusammengesetzt. »Häufig macht sich ein regelmässig geflecktes Ansehen der Fibrillen bemerklich, gleichwie dunkle und hellere Punkte, die immer den Verlauf der Faser innehalten und die Fibrille wie quergestreift erscheinen lassen. Sehr starke Vergrösserungen lassen die hellen und dunkeln Flecke wie Veränderungen und Verdickungen der Faser erscheinen,« -- eine Beschreibung, welche ich durchaus als dem Sachverhalte entsprechend bestätigen kann. Nach ge-

linder Maceration fand er die Gasteropoden-Muskelfasern in eine Menge von diesen sehr feinen Fibrillen auseinandergefallen, und auch ohne vorhergegangene Maceration konnte er an Bruchenden frischer Fasern viele frei herausstehende Fibrillen wahrnehmen, Verhältnisse, welche ich ebenfalls, letzteres am schönsten bei Chiton, wo ich es auch gezeichnet habe, beobachten konnte. (Fig. 15.) Noch schöner wie an den Bruchenden frischer Fasern übersieht man diese Verhältnisse an Muskeln welche längere Zeit mit Kali bichromicum 1—2 % behandelt worden sind. Fig. 14 stellt ein Präparat aus dem Hautmuskelschlauch von *Arion ater* dar, an welchem nicht nur an der einen Bruchfläche, sondern auch längs der einen Seite die Ausfaserung ganz deutlich ist. Das Präparat Fig. 16 ist aus dem Fussmuskel von *Neritina fluviatilis* gewonnen. Die hier sehr schmalen Muskelfasern zeigen im Innern und namentlich an den Bruchflächen die Zusammensetzung aus feinen varikösen Fibrillen ganz deutlich. — Ich will jedoch noch bemerken, dass es mir nicht ganz klar geworden ist, ob die einzelnen glänzenden Varicositäten der Fibrillen, welche ich oben als Körnchen bezeichnet habe, wirkliche Anschwellungen und verdickte Stellen darstellen, oder ob dieselben nur der Ausdruck eines anderen Lichtbrechungsverhältnisses sind. Die endgültige Entscheidung dieser Frage liegt zur Zeit noch jenseits der Leistungsfähigkeit unserer Instrumente. Doch scheint mir Manches für die Richtigkeit der letzteren Ansicht zu sprechen.

Im Innern und in der Mitte eben dieser so eigenthümlich fibrillär differenzirten Muskelsubstanz findet sich in allen Molluskenklassen ausnahmslos ein Kern von einer nicht sehr bedeutenden Menge körniger Masse umgeben. Bei einigen sehr langen Muskelfasern, wie z. B. bei denen der Heteropoden und im Mantel der Cephalopoden habe ich ganz sicher das Vorhandensein von zwei centralen Kernen nachgewiesen, welche weit von einander in der Mitte der Muskelfaser liegen und von denen jeder von körniger Substanz umgeben ist. Die beiden Kerne stehen dann stets durch einen schmalen Strang dieser körnigen Substanz in Verbindung. Im Mantel der Cephalopoden ist, wie man sich sehr leicht durch Isolirung mittelst Kalilauge überzeugen kann, die überwiegende Mehrzahl der Muskelfasern einkernig. Nur die sehr langen Muskelfasern besitzen zwei Kerne, unterscheiden sich aber sonst in Nichts von den einkernigen. So schickt auch bei allen einkernigen Muskelfasern die kleine Menge der körnigen Substanz, welche grosse Aehnlichkeit mit

echtem Protoplasma zeigt, und welche wir wohl auch als solches aufzufassen haben, vom Kern aus einen sehr feinen und zarten körnigen Streifen in der Längsaxe der Muskelfaser, inmitten der Muskelsubstanz, der sich ziemlich weit, wenigstens stets bis zum Beginn der spindelförmigen Verschmälerung verfolgen lässt. Sehr häufig besteht derselbe, der in den Muskelfasern aller Molluskenklassen nachgewiesen wurde, nur aus einer feinen, einfachen Körnerreihe. Nur in der unmittelbaren Umgebung des Kerns zeigt sich eine etwas bedeutendere Anhäufung. Wir sehen hierin wohl am besten den spärlichen Rest des zu Muskelsubstanz differenzirten Zellprotoplasma, da wir aus den entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten Gegenbaur's an *Limax* und Leydig's an *Paludina* die Zusammensetzung der embryonalen Muskeln aus Spindelzellen kennen.

Dieser körnige Centralstreifen ist zuerst von Lebert und Robin gesehen worden. Erst später haben Leydig bei *Paludina* und Kölliker denselben ihre Aufmerksamkeit zugewandt. Vermuthlich wandten dieselben jedoch bei ihren Untersuchungen viel schwächere Objective an, als wie jetzt allgemein üblich, und es gelang ihnen nur an einigen wenigen besonders begünstigten Objecten, wozu vor allem die Schlundkopfmuskulatur der meisten Gasteropoden zu zählen ist, neben diesem körnigen Axenstrange auch noch die in allen Muskelfasern der Mollusken stets vorhandenen fein fibrillär angeordneten Körner wahrzunehmen, deren Grösse, wie wir oben erörtert haben, sehr verschieden ist und allerdings verschwindend klein sein kann. Beide Forscher und auch H. Müller waren der Ansicht, dass in den meisten gewöhnlichen Muskelfasern der Mollusken die eigentliche neben und um den körnigen Centralstreifen gelagerte contractile Substanz rein homogen sei wie die contractile Substanz der glatten Muskelfasern der Wirbelthiere. An besonders günstigen Objecten, wo die fibrillär angeordneten Körner der bereits differenzirten contractilen Substanz auch schon ohne Anwendung der stärksten Objective sichtbar waren, wurden dieselben auf die Existenz des Centralstreifen zurückgeführt und mit den dieselben zusammensetzenden Körnchen identificirt. »Bei den Mollusken, sagt Kölliker¹⁾, treten in den Faserzellen gern ähnliche Körnchen auf, wie sie in den quergestreiften Muskeln sich finden. Liegen

1) Untersuchungen zur vergl. Gewebelehre p. 111.

diese Körnchen in der Mitte der Faserzellen, so scheinen dieselben aus einer besondern Mark- und Rindensubstanz zu bestehen; finden sich dagegen dieselben mehr gleichmässig durch die ganze Breite der Faser vertheilt, so entstehen Bilder, die denen der quergestreiften Muskelfasern sehr ähnlich sind. Die schönsten Muskelfasern dieser Art sah ich im Schlundkopfe von *Aplysia*. Hier war der breitere Theil derselben durch zahlreiche blasse und feine interstitielle Körnchen fast so zierlich längsstreifig, wie bei einem Wirbelthier und zugleich erzeugte die regelmässige Anordnung der Körnchen auch Andeutungen von Querstreifen. Vergleicht man übrigens die von Kölliker gegebene Abbildung (Taf. III, Fig. 34), so sieht man ganz deutlich, wie sich der körnige Centralstreifen scharf von der ebenfalls aber feiner körnigen eigentlichen Muskelsubstanz absetzt, obwohl Kölliker zwischen beiden keinen Unterschied statuirt. Ich habe selbst die Muskeln von *Aplysia* im frischen Zustande untersucht und in denselben eine sehr deutliche körnige fibrilläre Struktur, jedoch von Querstreifung nur schwache Spuren gesehen. Der ziemlich starke körnige Axenstrang erschien auch hier gegen die eigentliche Muskelsubstanz scharf abgesetzt. Ebenso scheinen auch Leydig und H. Müller die an besonders geeigneten Objecten schon bei schwächerer Vergrösserung auftretende körnige mitunter bis zur Querstreifung führende Struktur nur auf die Körner des verdickten den grössten Theil der Muskelfaser einnehmenden Axenstranges, nie aber auf die homogen geglaubte eigentliche Muskelsubstanz zurückzuführen. In der That scheint der körnige Axenstrang zu der mehr oder weniger deutlich ausgesprochenen körnigen Struktur der Muskelsubstanz in einem bestimmten Verhältniss zu stehen. An denjenigen Muskelfasern, denen von den Autoren eine mehr körnige Struktur zugeschrieben wird, z. B. in den Schlundkopfmuskeln von Gasteropoden und den namentlich von H. Müller untersuchten unwillkürlich beweglichen Muskeln der Cephalopoden fand ich neben einer höchst deutlichen in den Kiemenherzen von *Octopus* zu einer ziemlich ausgeprägten Querstreifung führenden Granulirung der Muskelsubstanz stets die körnigen Centralstreifen sehr mächtig entwickelt. Mitunter erschien sogar der ganze Inhalt der Muskelfaser gleichmässig körnig und nur erst bei genauerer Untersuchung liess sich die Gränze zwischen Centralstreifen und Muskelsubstanz feststellen. Leider habe ich die von Reichert und Pagenstecher beschriebenen Schlundkopfmuskeln von *Turbo*,

welche nach der Abbildung Pagenstecher's zu urtheilen, diese Erscheinung noch exquisiter zeigen müssen, wie die Kiemenherzen, nicht untersucht. Es wäre interessant zu erfahren, ob auch hier der körnige Centralstreifen so mächtig entwickelt ist, wie ich denselben sonst in den granulirten Muskelfasern gefunden habe. Im Schlundkopf von *Neritina*, wo ich das Phänomen der Querstreifung am deutlichsten zu beobachten Gelegenheit hatte, zeigte sich der Centralstreifen ziemlich stark entwickelt. Im Gegensatz zu diesen ist derselbe in den gewöhnlichen Muskelfasern, welche auch bei starker Vergrösserung kaum körnige Fibrillen zeigen, sehr schmal und fast verschwindend.

Verhältniss des Muskelgewebes der Mollusken zu dem der Wirbelthiere.

Wir haben also an allen Muskelfasern der Mollusken eine eigenthümlich differenzirte contractile Substanz und in deren Innern einen ovalen körnigen Kern mit einem von dem ihn umgebenden Protoplasmarest ausgehenden körnigen in der Axe der Molluskenfaser gelegenen Centralstreifen nachgewiesen. Es fragt sich nun, wie dieses Ensemble histiologisch zu deuten sei. Es stehen sich hier zwei Ansichten schroff gegenüber. Die eine, als deren Hauptvertreter Guido Wagner zu betrachten ist, deutet die Muskelfaser der Mollusken als ein der Muskelprimitivfaser des Menschen und der Säugethiere gleichwerthiges Gebilde und schreibt derselben eine bindegewebige Membran, ein echtes aus mehreren platten kernhaltigen Zellen zusammengesetztes Sarcolemma zu. Wagner stützt seine Ansicht namentlich auf die Identität des contractilen Inhalts beider, der wie bei den Mollusken aus Fibrillen zusammengesetzt ist und häufig auch noch die Erscheinung der Querstreifung zeigt. Die andere Ansicht, um deren Ausbildung und Begründung Weismann sich das grösste Verdienst erworben hat, betrachtet die Muskelfaser der Mollusken als identisch mit den glatten Muskelzellen der Vertebraten, den Kern als Zellkern, das ihn umgebende Protoplasma als Rest der Bildungszelle und lässt die ganze Muskelfaser von einem feinen strukturlosen Häutchen, einer Zellmembran umgeben sein. Der Kern dieses histiologischen Problems, mit dem ich mich sehr eingehend beschäftigt habe, liegt in der Entscheidung der Frage, ob die Muskelfasern eine Membran, eine strukturelose, dieselben eng umschliessende Haut besitzen, oder nicht. Ich

muss diese Frage verneinen. Wählt man als Untersuchungsobject Stellen, wo wenig, ja überhaupt kein Bindegewebe zwischen den Muskelfasern sich befindet, wie die Flosse der Heteropoden, den Mantel der Cephalopoden, die Schliessmuskel der Bivalven und zerzupft entweder ein Stückchen frischer Muskelsubstanz mit feinen Nadeln oder wendet vorher die Isolation durch die Moleschott'sche Kalilauge an, so wird Zusatz von Essigsäure oder Oxalsäure oder irgend eines anderen Reagens nie das Abheben einer besonderen zarten strukturlosen Haut zu Wege bringen. Man sieht an derartigen Präparaten nichts wie das ganze Gesichtsfeld voller langer spindelförmiger allerdings sehr scharf contourirter Muskelfasern, welche in ihrer Mitte einen, höchstens — was nur bei sehr langen Individuen der Fall ist — zwei durch eine längere Protoplasmabrücke verbundene Kerne nebst körnigem Centralstreifen zeigen. Ebenso wenig, wie eine strukturlose Haut sich isolirt, kommen bei Essigsäure-Zusatz ausser dem einen in einigen Fällen doppelten im Centrum der Muskelfaser gelegenen Kern etwa auf oder an der Muskelfaser noch andere Kerne zum Vorschein, wie Guido Wagener sie beschreibt und als Beweise für das von ihm an den Muskelfasern der Mollusken in Anspruch genommene Sarcolemma anführt.

Der scharfe einfache Contour, den die Muskelfasern unter dem Mikroskop stets zeigen, kann mir keineswegs als Beweis einer Membran gelten. Vielmehr ist das Vorhandensein einer solchen aus allgemein histologischen Gründen sehr unwahrscheinlich. Ebenso wenig wie wir der Ganglienzelle, deren Contour doch gewiss stets haarscharf gezeichnet ist, wie wir der gleichfalls stets scharf contourirten organischen Muskelfaser eine Membran zuschreiben, dürfen wir es auch der Muskelfaser der Mollusken. Es liegt für uns eine unerklärliche, unübersteigliche Schwierigkeit darin, anzunehmen, dass eine embryonale nur aus Protoplasma und Kern bestehende membranlose Zelle zuerst ihre peripherische Protoplasmaschicht in eine elastische leingebende Membran umsetzt, dann aber plötzlich ihrer Thätigkeit eine andere Richtung giebt und den Rest ihres Protoplasma in die fibrilläre Substanz der Ganglienzelle oder in die contractile Substanz der organischen Muskelfaser — beides Eiweiss-substanzen! — umwandelt. Wir müssen doch sicher Bedenken tragen einer Zelle eine solche Umkehr ihrer Thätigkeit zuzumuthen und in den einfachsten elementaren Organismus einen so complicirten spontanen Wechsel der chemischen Thätigkeit zu verlegen. Eine

Zelle, welche einmal eine Umsetzung des Protoplasma in bestimmter Richtung hin, sei es in leimgebende Intercellularsubstanz, wie die Bindegewebszelle, sei es in fibrilläre eiweissartige Substanz, wie die Ganglienzelle, eingeleitet hat, modificirt ihre Thätigkeit nicht auf halbem Wege, und wir haben allen Grund, die Thatsachen mit der äussersten Skepsis zu prüfen, ehe wir uns zu einer derartigen Annahme bequemen. Und ganz dieser Fall liegt hier vor. Die Muskelfasern der Mollusken zeigen wohl einen sehr scharfen Contour, besonders nach Essigsäurezusatz. Nie führt jedoch das Abheben eines strukturlosen Häutchens den zwingenden Beweis des Vorhandenseins einer Membran und ich erachte die demselben gegenüberstehenden Schwierigkeiten für so gross, dass ich geneigt bin aus dem Nichtdemonstrirtwerden einer Membran auf das Nichtvorhandensein einer solchen zu schliessen.

Ausser den oben geäusserten theoretischen Bedenken habe ich jedoch auch noch eine Thatsache gegen das Vorhandensein einer solchen anzuführen. Macerirt man ein Stück des Hautmuskelschlau-ches von *Arion* ater längere Zeit im Kali bichromicum von 1—2 % und zerzupft dann das Präparat mit feinen Nadeln, so zeigen die Längsseiten einer derartig behandelten Muskelfaser (Fig. 14) fast regelmässig eine eigenthümlich zarte Unebenheit und Ausfaserung, welche, wie man mitunter deutlich sieht, darauf zurückzuführen ist dass die längs der Peripherie der Muskelfasern verlaufenden feinen Fibrillen wahrscheinlich durch die Einwirkung des Reagens in grosser Anzahl zerrissen sind und die dadurch entstandenen freien Enden derselben sich etwas nach aussen gekehrt haben, wodurch an die Stelle des im frischen Zustande glatten und scharfen Contours die eigenthümliche feine Ausfaserung getreten ist.

Ein ganz anderes Bild wie die oben erwähnten Untersuchungs-objecte, welche uns die reinen Muskelfasern und höchstens nur Spuren eines intersitiellen Bindegewebes zeigten, gewähren uns solche Muskeln, welche zwischen den Muskelfasern eine reiche Bindegewebsentwicklung besitzen. Als Beispiel wähle ich die von mir am gründlichsten studirten Muskeln des Schlundkopfes und des Fusses von *Neritina fluviatilis*. Die hier erhaltenen Bilder entsprechen ganz der Beschreibung von Guido Wagnere (Fig. 16. 17). Ausser dem einen stets vorhandenen centralen Kern der Muskelfaser, sieht man häufig derselben noch mehrere Kerne ansitzen; bei Zusatz von Essigsäure zu feinzerzupften Präparaten sieht man namentlich an

den Bruchstellen der Fasern häufig ein feines Häutchen sich von der fibrillären Muskelsubstanz abheben: Alles Zeichen, dass das in diesen Muskeln reich entwickelte Bindegewebe gegen die eingelagerten fibrillär strukturirten Muskelfasern sich durch endothelartig ausgebildete Zellen abgränzt und so um jede Muskelfaser ein mehr oder weniger vollständiges Sarcolemma herstellt. An Objecten, wo das interstitielle Bindegewebe fast ganz fehlt, kann es natürlich auch nicht zur Ausbildung derartiger endothelialer Gränzsäume gegen die eingelagerten animalen Gewebe kommen und schon W a g e n e r selbst hat die Bemerkung gemacht, dass »in dem sehr wenig Bindesubstanz enthaltenden Schliessmuskel der Bivalven es nicht möglich ist, das Sarcolemma in der Weise darzustellen, wie man es bei den Gasteropoden gewohnt ist.«

Besondere Beachtung verdient der Umstand, dass neben den einfachen spindelförmigen Muskelfasern auch verästelte vorkommen. Weder unter den Muskeln der Chromatophoren bei den Cephalopoden, wo H. Müller, noch in der Muskulatur der Heteropoden und Opisthobranchier, wo L e y d i g und G r e e f f¹⁾ dieselben angegeben haben, habe ich sie jemals gesehen. Dagegen habe ich gefunden, dass der Hautmuskelschlauch von *Arion ater* durchgehend aus einem Netz reich verästelten Muskelfasern besteht, in welchem einfache spindelförmige Muskelfasern zu den grössten Seltenheiten gehören. Das Bindegewebe ist um dieses Muskelfasernetz sehr reich entwickelt; jede Muskelfaser besitzt ein mehr oder minder vollständiges Sarcolemma und zeigt frisch untersucht bei Essigsäurezusatz an- und aufsitzende deutliche Kerne. An den Stellen, wo eine Muskelfaser sich gabelförmig theilt, theilt sich gewöhnlich auch der protoplasmatische Centralstreif. Sonst existiren zwischen den verästelten und den einfachen Muskelfasern keinerlei Unterschiede.

Die Entscheidung der Frage, ob die Muskelfasern der Mollusken den quergestreiften oder den glatten Muskelfasern der Wirbelthiere homolog zu betrachten sind, kann meiner Meinung nach nicht anders als zu Gunsten der ersteren zuerst von Guido W a g e n e r begründeten Ansicht entschieden werden, allerdings mit dem Vorbehalt, dass das Muskelgewebe, die Art und Weise, in welcher sich dasselbe aus Zellen zusammensetzt, innerhalb des Molluskenty-

1) Archiv für mikroskop. Anatomie I, p. 438.

pus eine viel einfachere bleibt, indem in fast allen Fällen eine Muskelfaser einer einzigen Zelle entspricht und es nie zu der complicirten im Typus der Wirbelthiere vorhandenen Bildung der Primitivbündel kommt. Die Identität der contractilen Substanz der Mollusken mit der der Wirbelthiere hat schon Guido W ag e n e r nachgewiesen, und eben diese Identität der contractilen Substanz muss für uns das Bestimmende sein. Weismann wendet sich gegen diese Vermengung zweier Gesichtspunkte. »Man kann die Muskeln einmal untersuchen als ein Gewebe. In diesem Falle ist es die Aufgabe, ihre genetische Beziehung zur Zelle festzustellen. Weiter aber kann man die contractile Substanz als solche betrachten, ganz abgesehen davon, zu welcher Art histiologischer Elemente dieselbe beiträgt.« Das ist entschieden richtig. Weismann vergisst aber, dass, wenn es sich nicht um den Nachweis einer histiologischen Parallele, sondern um die Entscheidung einer vergleichend anatomischen Frage, ob die Muskelfasern der Mollusken den glatten oder den quergestreiften Muskelfasern der Wirbelthiere homolog sind, handelt, weder der eine noch der andere Gesichtspunkt allein, sondern nur beide zusammen maassgebend sein können. Beide Gesichtspunkte sollen nicht vermengt und mit einander verwechselt sondern neben einander geltend gemacht werden. Weismann vertritt allein den ersten von ihm unterschiedenen Gesichtspunkt und hat von diesem aus ganz Recht, wenn er die Muskelfaser der Mollusken der glatten Muskelfaser der Säugethiere als histiologisch gleichwerthig betrachtet. Aber darum brauchen sie noch nicht homolog zu sein; mit dem Nachweis der histiologischen Gleichwerthigkeit ist die Frage der Homologie noch nicht entschieden. In beiden Typen ist die Structur der contractilen Substanz eine identische. Weil dieselbe jedoch in dem einen Typus gewöhnlich aus der Metamorphose einer einzigen Zelle hervorgeht, in dem andern gewöhnlich unter dem Bilde einer histiologischen Einheit höherer Ordnung, als Primitivbündel auftritt, darf, wenn die histiologische Parallele das einzig bestimmende sein soll, dieselbe in beiden Typen nicht als homolog angesehen werden, d. h. sie ist dann nicht das gemeinsame von der gemeinsamen Stammform beiden Typen mitgetheilte Erbtheil, sondern das Produkt einer in beiden Typen gesonderten Entwicklung. Zu welchem positiven Resultate aber führt weiter noch die einseitige Ausbildung dieses Standpunktes, welcher einzig und allein das Verhältniss des Gewebes zur Zelle berücksichtigt? Zur Homologisirung mit dem Ge-

webe der glatten Muskelfasern. Nicht nur dass die Struktur der contractilen Substanz in diesen eine ganz fundamental verschiedene ist; auch die in der organischen Muskulatur der Wirbelthiere nie vorkommenden langen mehrkernigen Muskelfasern der Heteropoden, die ebenfalls aus der Histiologie der Vertebraten unerhörte netzförmige Verästelung der Hautmuskulatur von Arion verhindern dann nicht das Muskelgewebe der Mollusken mit diesem unveränderlichsten und conservativsten aller Gewebe zu homologisiren.

Die Homologie der contractilen Substanz ist eine zu wichtige als dass wir in derselben nicht ein beiden Typen von gemeinsamer Stammform überkommenes Erbtheil erblicken müssten. Allerdings ist dies Gewebe innerhalb des ganzen Molluskentypus auf einer viel tieferen Stufe der histiologischen Entwicklung stehen geblieben als die ist, welche dasselbe innerhalb der Wirbelthierreihe erreicht. Mit wenigen Ausnahmen entspricht die Muskelfaser der Mollusken einer einzigen Zelle und Weismann tadelt mit Recht, wenn Guido W ag e n e r den histiologischen Charakter dieser Elemente vernachlässigend dieselben Primitivbündel nennt, eine Bezeichnung, welche nur zu sehr geeignet ist, die Begriffsverwirrung und die von Weismann gerügte Vermengung zweier Gesichtspunkte noch zu vermehren. Die Muskelfasern der Mollusken sind eben keine Primitivbündel sondern zum grossen Theil einfache, einkernige sehr verlängerte Zellen, deren Protoplasma bis auf einen kleinen Rest in dieselbe fibrilläre Substanz umgewandelt ist, welche auch die bei den Wirbelthieren vorkommende höhere histiologische Einheit, das Primitivbündel zeigt. In den bindegewebsreichen Muskeln der Mollusken hat die auch im Typus der Mollusken vorhandene Neigung des Bindegewebes endotheliale Gränzsäume gegen die animalen Gewebe herauszubilden, zur Bildung einer mehr oder minder vollständigen bindegewebigen Scheide um die einzelnen Muskelfasern, wie bei den Wirbelthieren des Sarcolemma um die Primitivbündel geführt. Mit Ausnahme der zweikernigen Muskelfasern und der subcutanen Muskelnetze verharren jedoch die Muskelfasern der Mollusken auf dieser niedern Stufe der histiologischen Ausbildung, während innerhalb des Typus der Wirbelthiere aus der ursprünglich ebenfalls einfachen embryonalen Muskelzelle nicht durch Verlängerung und Auswachsen derselben, sondern durch fortgesetzte Theilung erst die lange Muskelfaser, das Primitivbündel hervorgeht.

Pigmentirung der Schlundkopfmuskulatur der Gasteropoden.

Es ist eine schon seit langer Zeit bekannte Thatsache, dass die Schlundkopfmuskulatur fast aller Gasteropoden eine deutliche meist hell blutrothe Färbung zeigt. Ich habe an einer Reihe Opisthobranchier (*Aeolis*, *Doris*, *Pleurobranchus*, *Aplysia*) sowie Prosobranchier (*Patella*, *Chiton*) als Ursache dieser Pigmentirung einzelne glänzende hell grünliche Pigmentkörner nachweisen können, welche theils zwischen den einzelnen Muskelfasern, theils im Innern derselben um den Kern herum angehäuft waren. Einen Fingerzeig für die Entstehung dieser Pigmentirung möchte vielleicht eine Beobachtung geben, welche ich an 8—10 kleinen Exemplaren von *Chiton squamosus* zu machen Gelegenheit hatte. Bei allen zeigte die bei Betrachtung mit blossem Auge röthliche Schlundkopfmuskulatur bei schwacher Vergrösserung (Fig. 18) den einzelnen Muskelbündeln aufsitzende zahlreiche glänzende gelblich grüne Kugeln. Bei stärkerer Vergrösserung (Fig. 19) erwiesen sich dieselben als vollkommen sphärische aus 4—6 Zellen zusammengesetzte transparente Gebilde von einer homogenen Färbung, welche ich am besten mit der der rothen Froschblutkörperchen vergleiche. Die einzelnen Zellen zeigten einen, mitunter auch zwei Kerne. Die diffus gefärbte Zellsubstanz war ausserordentlich feinkörnig. In einzelnen Zellen der sphärischen Gebilde (b) sieht man jedoch den Zellinhalt sich in glänzende hellgrüne Körner umwandeln, und vermuthe ich, dass dieselben endlich durch Dehiscenz der Zelle frei werden und zwischen den einzelnen Muskelfasern als freie Pigmentkörnchen persistiren.

Endigung der motorischen Nerven.

Meine dieser Frage zugewandten Untersuchungen haben nur zu sehr spärlichen Resultaten geführt. Nur ein einziges Mal fand ich bei der Untersuchung der Schlundkopfmuskeln einer nicht näher bestimmten zur Sippe der Dorididae gehörenden Art, dass ungefähr der Mitte der einzelnen Muskelfasern konische Anschwellungen aufsassan, welche in eine äusserst feine Faser ausliefen. Ein Paar derartige Präparate (Fig. 20) wurden durch Zerzupfung in Jodserum gewonnen. Ich bin geneigt, die konische Anschwellung an der Ansatzstelle der feinen Faser als das Homologon des Doyere'schen

Nervenhügels zu deuten, ganz wie Quatrefages¹⁾ es von *Eolidina paradoxa* beschrieben hat. Greeff²⁾ hat diese Angabe an verschiedenen der Eolidina nahestehenden Arten nicht bestätigen können und glaubt dieselbe auf einen durch die Theilung und Verästelung der Muskelfasern veranlassten Irrthum zurückführen zu müssen. In den Schlundkopfmuskeln der von mir untersuchten Art fanden sich sonst keine Theilungen der Muskelfasern vor, und glaube ich daher nicht, dass in meinem Falle diese Beobachtung sich auf die von Greeff nachgewiesene Fehlerquelle zurückführen lassen wird.

IV. Epithelgewebe.

Uebereinstimmung des Epithelgewebes bei Mollusken und Wirbelthieren.

Der histiologische Grundcharakter der epithelialen Gewebe des Molluskentypus stimmt ganz mit dem der Wirbelthiere überein. Hier wie dort finden wir gleichartige Gebilde, z. B. die äussere Haut, die Darmoberfläche, die Drüsen u. s. w. aus Epithelien zusammengesetzt, d. h. aus Zellen, die durch keine nachweisbaren Mengen von Intercellularsubstanz getrennt sind, sondern deren Contouren hart neben einander liegen.

Stachel- und Riff-Bildung.

Ausser diesem die epitheliale Natur eines Gewebes in erster Linie bestimmenden Charakter findet auch noch eine andere Eigenthümlichkeit des epithelialen Gewebes im Typus der Mollusken ihre Verbreitung, — ich meine die zuerst von M. Schultze an den tieferen Lagen geschichteter Epithelien und an epithelialen Wucherungen, Cancroiden u. s. w. aufgefundene Neigung der Zellen zu der sogenannten Stachel- und Riff-Bildung, welche den ohnehin so innigen Connex der Epithelzellen noch steigert. Dieselbe ist innerhalb des Molluskentypus nur erst an einigen wenigen Stellen zur Beobachtung gekommen; doch dürften wohl weitere

1) Annales des Sciences naturelles 1843. 2 Serie. XIX. p. 274.

2) Archiv für mikroskop. Anatomie I. p. 437.

darauf gerichtete Untersuchungen ein häufigeres Vorkommen dieser eigenthümlichen Bildung nachweisen. Ausser in der Haut von Pterotrachea fand ich dieselbe merkwürdiger Weise ebenfalls in der Linse, wo bekanntlich innerhalb des Vertebratentypus dieselbe eine sehr weite Verbreitung besitzt. Während in den andern Molluskenklassen z. B. bei den Gasteropoden und Heteropoden die namentlich bei den letzteren mächtig entwickelte Linse absolut structurlos ist, stellt sie bei den Cephalopoden eine höchst complicirte epitheliale Bildung dar, deren Verhältnisse uns besonders durch Hensen's schöne Untersuchungen bekannt geworden sind. Die Linsenfasern welche Hensen als lange Ausläufer der Epithelzellen des Corpus epitheliale (Hensen, früher ciliare) nachgewiesen hat, fand ich bei Octopus in den oberflächlichen der Peripherie der Linse näheren Schichten, eigenthümlich fein gezähelt. Besonders schön liess sich dies Verhältniss an den durch Maceration in Oxalsäure dargestellten Isolationspräparaten (Fig. 21) wahrnehmen; jedoch tritt auch schon bei Zerzupfung in Humor aquens diese Zähnelung deutlich hervor. Die Fasern des Linsenkerens sind um die Hälfte und noch mehr feiner wie in den mehr peripheren Schichten und erscheinen stets ganz glatt contourirt.

I. Haut.

Wie bei den Wirbelthieren ist auch innerhalb des ganzen Typus der Mollusken das System der äusseren Haut nebst den von derselben ausgehenden Einstülpungen, den Schleimhäuten aus einer auf bindegewebiger Grundlage ruhenden continuirlichen Epitheldecke gebildet, so dass also überall Epithelien die Gränze des Organismus gegen die Aussenwelt constituiren.

Methoden der Untersuchung.

Die mikroskopische Untersuchung dieser epithelialen Decke lehrt uns, dass in der ganz überwiegenden Mehrzahl der Fälle — mit alleiniger Ausnahme der Epidermis der Heteropoden — es Cylinderepithelien sind, welche die äussere und innere Oberfläche der Mollusken überziehen. Um dieses zu constatiren, brauchen wir nur mit einem scharfen Messer über die zu untersuchende — entweder frische oder vorher in Reagentien z. B. kalt concentrirter Oxalsäure oder einer Lösung von Kali bichromicum von 1 % macerirte — Haut-

oberfläche hinwegzustreifen und die auf diese Weise erhaltene Zellenmasse in einem Tropfen Flüssigkeit zu zerzupfen. So erhalten wir über die Form der die Epitheldecke constituirenden Elemente den besten Aufschluss. Viel schwieriger stellt sich gewöhnlich die Entscheidung der Frage, ob die Epithelien in einer oder in mehreren Schichten über der bindegewebigen Grundlage vorhanden sind. In einzelnen Fällen wird man sich dieselbe wesentlich erleichtern können, wenn es nämlich gelingt, ein hinreichend grosses Stück der zu untersuchenden Haut in möglichster Feinheit abzupräpariren und dasselbe gefaltet unter das Mikroskop zu bringen, so dass man an den gefalteten Rändern des Präparats die einzelnen Hautschichten im Querschnitt sehen wird. So bin ich z. B. an der pigmentlosen Haut der Cephalopoden mit günstigstem Erfolge verfahren, wo an den Rändern die ganze Reihenfolge der Schichten deutlich wurde. Doch sind so gute Resultate immerhin selten. In den meisten Fällen, wo man entweder künstlich mit einer feinen Scheere abgeschnittene dünne Hautstückchen oder schon von Natur besonders dazu geeignete feine Objecte wie Hautfalten, Fühler, Papillen, Mantelränder u. s. w. frisch unter das Mikroskop bringt, gelingt es allerdings, recht gute Bilder des nächsten unmittelbar an die freie Fläche stossenden Epithelbezirks und sichere Aufschlüsse über die Natur der obersten Epithelzellenreihe zu erhalten. Je näher man aber der bindegewebigen Grundlage kommt, desto dunkler und undeutlicher werden zum grössten Theil wegen des in den Hautdecken abgelagerten Pigments die anatomischen Verhältnisse und in den seltensten Fällen gelingt es mit Sicherheit zu entscheiden, ob die Epithelschicht eine einfache oder mehrfache ist.

Glücklicher Weise giebt es mehrere Methoden, durch welche man ein einschichtiges Cylinderepithel mit Leichtigkeit als solches nachzuweisen im Stande ist. Die Anzahl der Reagentien, welche hierzu angewandt werden können, ist eine ziemlich beträchtliche. Jodserum, die kalt concentrirte Oxalsäure, dieselbe zu gleichen Theilen mit Jodserum gemischt — eine mir von M. Schultze angegebene Mischung, der ich mich oft und mit dem besten Erfolge bedient habe; die ganz reine Oxalsäure macerirt zu energisch —, die Moleschott'sche Kalilauge von 33 % bei kurzer Einwirkung, Kali bichromicum von 1 %, welches in dieser Stärke auf die Haut der Mollusken noch macerirend wirkt. Fast alle diese Reagentien leisten gleich gute Dienste. Legt man ein Stückchen der zu unter-

suchenden Haut in ein Uhrglas voll einer dieser Flüssigkeiten, so ist nach längerer oder kürzerer Zeit, wenn ein einschichtiges Cylinderepithel vorhanden war, die Verbindung desselben mit der bindegewebigen Grundlage gelockert, dasselbe ist abgehoben, theilweise ganz abgelöst, und es genügt gewöhnlich ein einziges Präparat, um sich von der Einschichtigkeit des Epithels und dem Nichtvorhandensein tieferer Matrixschichten zu überzeugen. In Fällen jedoch, wo dieses Experiment kein zweifelloses Resultat liefert, hat man gewöhnlich die Gegenwart mehrerer Schichten zu gewärtigen und muss um dieselben zu studiren, zu Durchschnitten nach vorheriger künstlicher Erhärtung schreiten. Dieselbe bleibt jedoch stets bei dem hohen Wasserreichthum der Molluskengewebe mit einer sehr starken Schrumpfung und Entstellung der Elementartheile verbunden. Von den erhärtenden Flüssigkeiten gebe ich der Osmiumsäure in 1—2 procentigen Lösungen entschieden den Vorzug. Dieselbe gestattet nach 24—48 Stunden, wenn die eingelegten Hautstückchen nicht allzu voluminös waren, gewöhnlich schon die feinsten Schnitte und gewährt gleichzeitig noch den Vortheil, die Elementartheile am wenigsten unkenntlich zu machen. Letzteres ist im hohen Grade bei der sonst so schnellen und bequemen Erhärtung in Alcohol der Fall. Die Erhärtung in Kali bichromicum hat die Unbequemlichkeit der langen Zeitdauer gegen sich. Auch muss man sehr starke Lösungen anwenden, weil dieses Reagens in Lösungen bis zu 2% auf die Molluskenepidermis noch macerirend wirkt.

Verschiedene Formen der Cylinderepithelien.

Die Cylinderepithelien, welche den Molluskenkörper bekleiden, können in vier verschiedene Klassen getheilt werden, deren Morphologie durch ihre spezifischen physiologischen Functionen und Beziehungen bestimmt wird. Wir können sie als verschiedene Modificationen ein und desselben Grundprincips, aus einem gleichartigen Ausgangspunkt hervorgegangen betrachten. Bemerkenswerth ist, dass auch im Typus der Wirbelthiere diese vier Formen der Cylinderepithelien in ganz homologer Weise vertreten sind.

Cylinderepithelien mit cuticularer Ausscheidung.

Die erste Klasse umfasst die vielleicht am zahlreichsten vertretenen und — wenn ich mich so ausdrücken darf — auch indiffe-

rentesten dieser Formen, einfache durch keine besondere Eigenthümlichkeit weiter ausgezeichnete Cyliinderepithelien, deren äusserste der freien Oberfläche zugekehrte Protoplasmaschicht einen gewissen Grad der Erhärtung angenommen hat, so dass nach dieser Seite hin die Zelle durch eine feste starke Membran gegen die Aussenwelt abgegränzt erscheint. Die Dicke derselben zeigt die bedeutendsten Schwankungen. Während in manchen Cyliinderepithelien der der freien Oberfläche zugekehrte Saum nur eine kaum nennenswerthe Verdickung zeigt, kann sich derselbe in anderen Fällen so beträchtlich verdicken, dass er als ein fremdes nicht mehr zur Zelle gehöriges Ausscheidungsproduct, eine geformte feste Substanz (Cuticula) erscheint. Ja, an einzelnen Stellen z. B. am Eingange in den Tractus intestinalis können — wie namentlich Kölliker's grosse Arbeiten es uns gelehrt haben — die Producte dieser cuticularen Bildungsthätigkeit der Zellen wahrhaft enorme Dimensionen annehmen.

Die Cuticula ist bei den Mollusken sowohl auf der Körperoberfläche wie auf der Epithelialbekleidung des Tractus intestinalis sehr weit verbreitet. Sie charakterisirt sich stets als eine einseitige Ausscheidung auf der freien Oberfläche ganzer Epithelialformationen. Sie erscheint entweder homogen, d. h. es lässt sich an der einmal gebildeten Cuticula der Antheil, den die einzelnen Epithelzellen an der Ausscheidung genommen haben, nicht mehr nachweisen, sondern die ganze Epithellage ist mit einer einfachen continuirlichen Decke überzogen, oder es lassen sich die einzelnen von den einzelnen Zellen abgeschiedenen und über denselben gelegenen Territorien der Cuticula noch deutlich unterscheiden und sind noch nicht mit einander verschmolzen wie im ersten Falle. An Querschnitten der von der Cuticula bedeckten Epithelschicht entscheidet man leicht ob noch Contouren oder doch Andeutungen davon zwischen den von den einzelnen Zellen ausgeschiedenen Partieen der Cuticularausscheidung vorhanden sind oder nicht. In den meisten Fällen findet das letztere Verhältniss statt. Gewöhnlich zeigt die isolirte Cuticula an der Innenfläche einen Abdruck des Mosaiks der Epithelzellen, ohne dass sich jedoch Fortsetzungen dieser Contouren in die Substanz der Cuticula verfolgen liessen. Ausser einer leichten der Oberfläche parallel verlaufenden bald mehr bald minder ausgesprochenen Streifung zeigt die Cuticula auch bei den stärksten Vergrößerungen keine weitere Structur. Dieselbe dürfte vielleicht auf eine successive Abscheidung der Cuticula schliessen lassen und wären da-

nach die Parallelstreifen als Anwachsstreifen zu deuten. Hervorzuheben wäre noch, dass die meisten Cuticulae durch ein sehr starkes Lichtbrechungsvermögen und einen dadurch bedingten eigenthümlichen Glanz ausgezeichnet sind.

Besondere Aufmerksamkeit habe ich dem Verhältniss der Cuticula zu der unterhalb derselben gelegenen Epithelschicht, der Matrix gewidmet. Bei nicht ganz starker Vergrösserung erscheint die Gränze beider auf natürlichen Durchschnitten und überhaupt an Präparaten, welche die Verhältnisse in situ zeigen, als einfache, scharfe Linie. Untersucht man jedoch ein Stück einer von einer Cuticula bedeckten Epithelschicht z. B. von der Haut eines Cephalopoden nach vorheriger mehrstündiger Maceration in kalt concentrirter Oxalsäure oder besser noch in Lösungen von Kali bichromicum von 1—2 %, wobei die Cuticula sich auf grössere Strecken zu isoliren und abzuheben pflegt, so zeigen die Epithelzellen dann nach der freien Fläche zu eine auf der jetzt abgehobenen Cuticula senkrecht stehende Streifung, eine eigenthümliche feine Zähnelung und Ausfaserung, welche einer gleichen Configuration auf der innern Fläche der Cuticula entspricht und in diese eingreift. Diese unregelmässige, gezähnelte Gränzlinie zwischen der Epithelschicht und der von ihr gebildeten Cuticula — ganz dasselbe Verhältniss, wie Waldeyer¹⁾ es von der Uebergangszone der Schmelzzellen in die Schmelzprismen beschreibt und abbildet! — habe ich bis jetzt noch an allen cuticularen Bildungen, welche ich genauer darauf untersuchte, aufgefunden und möchte ich sie als eine Eigenthümlichkeit aller eine Cuticula absondernden Zellen ansprechen. Bei allen oben erwähnten künstlichen Erhärtungsmethoden löst sich gewöhnlich die überhaupt recht vergängliche, nach dem Tode sofort zu Grunde gehende Cuticula meist in grösseren Membranen ab, und an Durchschnitten deutet nur eine eigenthümliche feine Zähnelung und Ausfaserung der Epithelien an der freien Fläche, die jedoch ihrer Kleinheit und geringen Entwicklung wegen mit echtem Flimmerepithelium nicht verwechselt werden kann, auf die frühere Existenz einer solchen hin, und habe ich in mehreren Fällen aus der Anwesenheit derselben an künstlich erhärteten Präparaten auf die Existenz einer

1) Untersuchungen über die Entwicklung der Zähne. I. Abtheilung p. 48.

Cuticula an diesen Stellen geschlossen und nachher bei der Untersuchung im frischen Zustande dieselbe bestätigt gefunden. Hat man sich erst an Macerationspräparaten von der Existenz dieser eigenthümlichen Zähnelung überzeugt, so gelingt es auch an frischen Präparaten bei Anwendung stärkerer Objective, diese Verhältnisse ebenfalls zur Anschauung zu bringen. An der Gränze zwischen Cuticula und Zellprotoplasma tritt jene schon erwähnte eigenthümliche Streifung auf, von welcher man nicht weiss, ob man sie in die Cuticula oder in die Zellsubstanz verlegen soll, die also jedenfalls wohl das Bindeglied beider und die Matrix der ersteren darstellt.

Die cuticularen Cyliinderepithelien treten stets einschichtig auf. Nie habe ich zwischen der oberflächlichen Schichte und der bindegewebigen Grundlage andere epitheliale Zellenformen wahrnehmen können. An dem der bindegewebigen Grundlage zugekehrten Ende zeigen die Epithelien eine mitunter sehr mächtig entwickelte besenartige Ausfaserung. Wenn ich nicht irre, war es zuerst A. Ecker, welcher dieselbe und zwar an den Cylinderzellen der Nasenschleimhaut auffand. Neuere Untersuchungen haben ihre grössere Verbreitung gezeigt, so z. B. an den Cylinderzellen des Ependyma, an den Darmepithelien u. s. w. Meine Untersuchungen haben das ganz ausnahmslose Vorkommen dieser Eigenthümlichkeit an allen cuticularen Cyliinderepithelien des Molluskentypus, welche ich genauer darauf untersuchte, nachgewiesen. Bringt man die Epithellage in continuo mit der bindegewebigen Grundlage unter das Mikroskop, so wird das dichte Fasernetz der letzteren dieselbe verdecken und die Epithelien erscheinen nach unten hin gerade abgeschnitten oder abgerundet. Nur wenn man sehr genau beobachtet, gelingt es schon an solchen Präparaten einige Andeutungen dieser basalen Ausfaserung wahrzunehmen. Um dieselbe ganz und voll zur Anschauung zu bringen, muss man seine Zuflucht zu den oben erwähnten Reagentien nehmen, welche durch schonende Maceration das ganze Epithel theils in einzelnen Zellen, theils in grösseren Reihen und Fetzen von der Grundlage ablösen. Mittelst dieser Methode habe ich mich stets von der Anwesenheit dieser basalen Ausfaserung, die oft in ganz exquisitem Grade vorhanden war, überzeugen können. Am schönsten vielleicht beobachtete ich dieses Verhältniss an den hohen Cyliinderepithelien, welche die Papillen der sog. Lippe der Cephalo-

poden bekleiden. Die Abbildungen überheben mich einer jeden weiteren Beschreibung.

Wimperepithelien.

Im Gegensatz zu den cuticularen Epithelien treten die Wimperepithelien, die zweite in den Bedeckungen der Mollusken vorkommende Zellform, in den meisten Fällen mehrschichtig oder doch nicht so rein einschichtig auf wie die vorigen. Es findet sich entweder zwischen der oberflächlich gelegenen Reihe und der bindegewebigen Grundlage noch eine mehr oder minder vollständige Reihe weniger entwickelter noch uncharakteristischer epithelialer Zellformen oder es finden sich doch zwischen den gewöhnlich bedeutend verschmälerten untern Enden der Wimperepithelien, die zum grössten Theil die bindegewebige Grundlage erreichen, reichliche jüngere Formen, wenn es auch nicht zur Bildung einer vollständigen Reihe kommt. Doch habe ich an einzelnen Stellen, namentlich da, wo Inseln von Wimperepithel, ja ganz vereinzelte Zellen inmitten cuticularen Epithels vorkamen, ihre einschichtige Natur direct nachweisen können. Ueber die Verhältnisse und Formen, welche im Fall der Mehrschichtigkeit des Wimperepithels in den tieferen Schichten vorkommen, haben meine allerdings bis jetzt noch sehr fragmentarischen Untersuchungen noch zu keinen sicheren Resultaten geführt.

Genauer wurde von mir die Histiologie der schon ausgebildeten bereits wimpernden Zellformen studirt. Ich fand die Cilien stets auf der ganzen Oberfläche der Zellen; nie erschienen dieselben auf den Umkreis derselben beschränkt. In den seltensten Fällen — wie z. B. im Darmkanal der Cephalopoden, wie schon Kölliker¹⁾ angiebt — scheinen die Flimmerhaare einfach auf dem Protoplasma der Zelle zu stehen und auch dort ist stets noch ein scharfer wenn auch nur einfacher Contour vorhanden. Dasselbe liegt vielmehr fast nie frei zu Tage, sondern an fast allen Wimperepithelien ist ebenfalls wie an den cuticularen Epithelien auf der freien Oberfläche eine verdickte Schicht erhärteten Protoplasma's abgelagert. Dieselbe ist stets durch ein etwas stärkeres Lichtbrechungsvermögen ausgezeichnet und markirt sich stets ziemlich deutlich als ein glänzender doppelt contourirter Saum. Die Dicke dieser Gränzschrift ist sehr ver-

1) Untersuchungen zur vergleichenden Gewebelehre p. 49.

schieden. Gewöhnlich übertrifft sie nicht die mässigen Dimensionen welche Marchi¹⁾, der in einer auf der Bonner Anatomie angestellten Untersuchung den Wimperepithelien der Mollusken ein eingehenderes Studium widmete, durchgängig an seinen Abbildungen gezeichnet hat. In einem Falle hatte ich jedoch Gelegenheit, eine bedeutend stärkere Entwicklung des Gränzsaumes zu sehen. An den Fühlern einer *Calyptraea* fand ich Flimmerepithelzellen, deren freier Saum eine Dicke angenommen hatte, wie man sonst nur an den echten Cuticulae zu sehen pflegt. Ich komme später noch darauf zurück und will jetzt nur noch erwähnen, dass dieser Saum auch insofern sich den cuticularen Bildungen anreihet, dass derselbe als eine einheitliche continuirliche Decke über der Zellschicht liegt, in welcher die von den einzelnen Zellen gebildeten Territorien sich nicht mehr unterscheiden lassen und auch durch keine Contouren getrennt sind. Diese höchst interessante, nur einmal zur Beobachtung gekommene Zellform scheint ein morphologisches Mittelglied zwischen wimpernden und cuticularen Epithelien darzustellen.

Marchi stellt die Vermuthung auf, dass der wahrscheinlich aus einer verdichteten Schicht Protoplasma bestehende Saum wie ein feines Sieb durchlöchert sei, um den Flimmerhaaren den Durchtritt zu gestatten. An den soeben erwähnten Zellen habe ich diese Vermuthung Marchi's durchaus bestätigen können. Durch den mächtigen Saum hindurch lassen sich die an diesem Object verhältnissmässig sehr starken Flimmerhaare ganz deutlich durch die ganze Dicke der Schicht verfolgen.

Valentin und Buhlmann waren die ersten, welche eine deutliche Fortsetzung der Wimperhaare in das Zellprotoplasma beobachteten. Darauf beschrieb Friedreich dieselbe an den Zellen des Ependyma ventriculorum des Menschen, und nach ihm hat Eberth²⁾ die gleiche Beobachtung am Darmkanal von *Anodonta* gemacht. Marchi hat in seinen schon oben erwähnten Untersuchungen auch an andern Wimperepithelien der Mollusken dieses Verhalten bestätigt gefunden. Auch ich habe an mehreren Stellen ein Eindringen der Haare in das Protoplasma theils mehr theils weniger deutlich wahrnehmen können.

1) Archiv für mikroskopische Anatomie II, p. 467. Taf. XXIII.

2) Virchow's Archiv. 1866. XXXV. p. 477.

Becherzellen.

Die dritte, wie es scheint, ganz allgemein in den Bedeckungen der Mollusken vorkommende Zellform dient dem spezifischen Zweck der Schleimsecretion. Wir haben in den Becherzellen die Bereiterinnen des die Haut der Mollusken überziehenden und so eigenthümlich klebrig-schlüpfrig machenden Schleimes zu sehen. Erst verhältnissmässig neuere Untersuchungen, die von Franz Eilhard Schulze¹⁾ haben uns diese Gebilde und ihre weite Verbreitung innerhalb des Vertebratentypus näher kennen gelehrt, und wir verdanken den schönen Untersuchungen dieses Forschers in erster Linie unsere tieferen Einsichten in die Natur und die Eigenschaften dieser höchst eigenthümlichen Gebilde.

Die Gestalt und Grösse derselben ist innerhalb des Molluskentypus, wo meine Untersuchungen mich ihre enorme Verbreitung und Häufigkeit kennen gelehrt haben, eine ziemlich wechselnde, meist eine mehr oder weniger flaschenförmige, wobei jedoch die Grösse und Form des Körpers sowie die mehr oder minder bedeutende Länge des Halses, der Umstand ob derselbe aus einer allmäligen Verschmälerung des Zellkörpers oder scharf abgesetzt aus demselben hervorgeht, zahllose Verschiedenheiten bedingen. Meist, z. B. in der Haut der Cephalopoden und der Meeresgasteropoden sind die Becherzellen nicht viel grösser, wie die gewöhnlichen cuticularen oder flimmernden Epithelzellen, zwischen denen sie stehen. Der Hals ist hier gewöhnlich sehr kurz und geht aus dem allmählich verschmälernten Zellkörper hervor. Ganz anders erscheinen sie dagegen in der Haut der landbewohnenden Pulmonaten, wo ihrer Max Schultze gedenkt²⁾, über eine Arbeit von Pietro Marchi berichtend, welche unvollendet geblieben. Hier erreichen sie eine wahrhaft kolossale Grösse und liegen nicht mehr zwischen den gewöhnlichen Epithelzellen der Epidermis, sondern in der Cutis, wo sie mächtige, flaschenförmige Gebilde darstellen. Nur die ziemlich scharf abgesetzten Häuse, die langen und feinen Ausführungsgänge liegen zwischen den Epithelzellen. Jede Becherzelle enthält am Grunde einen Kern und etwas körniges Protoplasma um denselben. Der übrige meist bedeutend grössere Theil der Zelle, die Theca, wenn wir

1) Archiv für mikroskopische Anatomie. III, p. 144.

2) Ebenda p. 204.

F. E. Schulze's Terminologie adoptiren, ist von einer durchsichtigen, fadenziehenden schleimigen Substanz erfüllt, welche bei Betrachtung im durchfallenden Licht sehr hell erscheint und die Becherzellen aus dem umgebenden stets dunkleren Gewebe hervorhebt. Ebenso wie von F. E. Schulze an denen der Wirbelthiere habe auch ich an den Becherzellen der Mollusken stets eine Membran nachweisen können, welche jedoch da, wo der verjüngte Theil der Zelle zwischen und au niveau mit den benachbarten Epithelzellen frei aufhört, fehlt, sodass sich der schleimige Inhalt der Theca frei auf die Oberfläche der Epidermis ergiessen kann.

Neuroepithelien.

Die vierte Form endlich, welche in den epithelialen Decken der Mollusken vorkommt, ist die seltenste aber auch die physiologisch wichtigste. Diese Zellen sind dadurch ausgezeichnet, dass nervöse Fibrillen sich mit ihrer Substanz in Verbindung setzen, wodurch dieselben als Sinneszellen, Nervenendzellen, Neuroepithelien zu Vermittlern der Empfindung differenzirt werden. Leider ist unsere Kenntniss gerade dieser Zellen noch äusserst mangelhaft und das, was wir über die Natur derselben zu wissen glauben, beruht leider zu dem bei Weitem grössten Theil mehr auf Handhabung der Hypothese, auf Anwendung der Analogie wie auf dem Nachweis eines objectiven Thatbestandes.

Claparède¹⁾ ist der erste, der in seiner schönen Anatomie der Neritina fluviatilis bei der Beschreibung der Fühler dieses Thieres eigenthümlicher längerer Stacheln, starrer spitziger Borsten gedenkt, welche spärlich, am häufigsten noch an der Spitze, auf der äusseren Hautfläche stehen. Er stellt die Vermuthung auf, dass diese Gebilde, welche er mit den von Max Schultze auf der Haut verschiedener Turbellarien entdeckten Borstenhaaren vergleicht, die Tastempfindungen vermitteln dürften. Fast gleichzeitig mit ihm beschreibt Leydig²⁾ gleiche Borsten von den Tentakeln und dem Rand des Fusses von Lymnaeus stagnalis.

Nach meinen Untersuchungen kommen auf der Hautoberfläche der Gasteropoden und Cephalopoden ganz allgemein diese Borsten vor. Ueber die ganze Hautdecke sind dieselben zerstreut, verhält-

1) Müller's Archiv. 1857. p. 115.

2) Lehrbuch der Histologie p. 106.

nissmässig sehr dünn gesäet über den mehr indifferenten Körpertheilen, in der Haut der grösseren Leibesmasse. Allenthalben jedoch da, wo eine höhere Differenzirung der von der Haut überzogenen Organe zu verschiedenartigen Verwendungen, zu gesteigerter Beweglichkeit vorhanden ist, sehen wir die relative Anzahl derselben, ihren Reichthum auf einem bestimmten Quadrat der Hautoberfläche bedeutend vermehrt. Sparsam auftretend in der Haut, welche den ungeschlachten mächtigen Rumpf des Cephalopodenkörpers überzieht, sehen wir dieselben an den zu hoher Beweglichkeit und zu verschiedenen Zwecken, dem Tasten, dem Ergreifen der Beute, dem Ansaugen u. s. w. so ausserordentlich differenzirten Armen der Cephalopoden in bedeutend vermehrter Anzahl erscheinen. So ist gewöhnlich die vordere Partie des Mantel- und Fussrandes der durch Kriechen sich vorwärts bewegenden Gasteropoden durch den Reichthum derselben ausgezeichnet, ebenso die nächste Umgebung des Mundes, vor allen aber die bei fast allen Gasteropoden und auch einigen Heteropoden ein- oder zweipaarig vorhandenen Fühler¹⁾, welche hierdurch ebenso wie durch die hohe Beweglichkeit und complicirte Muskulatur ähnlich wie die menschliche Hand sich durch das Umtasten der Objecte Vorstellungen von der Natur und Form derselben zu bilden geeignet sind.

Schon oben, bei Erörterung der bei Untersuchung der Hautdecken angewandten Methoden ist der hohen Schwierigkeiten, welche sich der Aufklärung dieser Strukturverhältnisse in so vielen Fällen entgegenstellen, gedacht worden. In ganz besonderem Maasse gilt dies von der Frage in welchem Verhältniss die auf der Haut sichtbaren und über die Fläche derselben hervorgehenden Borstenhaare zu den die Epidermis constituirenden Zellen stehen. Die Untersuchung der Haut im frischen Zustande führt bei der Seltenheit dieser Gebilde nicht zum Ziel. Es ist oben schon erörtert, dass diese Methode nur von dem nächsten unmittelbar an die freie Fläche stossenden Epithelialbezirk einigermaassen deutliche Bilder giebt. Man ist allerdings berechtigt zu erwarten, mittelst dieser Methode über die Natur der gewöhnlichen die oberflächliche Reihe der Epitheldecke constituirenden Elemente sichere Aufschlüsse zu erhalten. Ein be-

1) Denselben Reichthum an Borstenhaaren zeigen auch die bei einigen Mollusken an Stelle der fehlenden Fühler vicariirenden Organe, z. B. die Stirnscheibe der Bulliden.

sonderer Glücksfall würde es aber sein, wenn man an einem derartig hergestellten Präparat auch über die Natur der so spärlich zwischen den anderen Epithelzellen vorkommenden Stellen unterhalb der Borstenhaare zu sicheren Resultaten gelangte.

So viel ich an der Epidermis der Cephalopoden, ihrer Pigmentlosigkeit wegen entschieden dem günstigsten Untersuchungsobject, über diese Frage ermitteln konnte, stehen die Borstenhaare nicht auf der die ganze Oberfläche dieser Thiere überziehenden Cuticula, sondern durchbohren dieselbe. Hier wie überhaupt bei allen Mollusken sind es schlanke Spitzen oder Haare, die mit einer allmählig verbreiterten Basis auf der Cuticula zu stehen und — ähnlich wie der Dorn aus dem Zweig — aus derselben hervorzugehen scheinen. Bei näherer Untersuchung erwies sich dies jedoch als irrig. Es sind diese Borsten keineswegs starre Cuticularbildungen sondern weiche biegsame¹⁾ Haare. Ausserdem erscheint an den Stellen, wo dieselben stehen, die Cuticula verdünnt, ja bei ganz genauer Einstellung sogar durchbohrt. Leider stösst die Verfolgung dieser Haare in die Tiefe auf sehr grosse Schwierigkeiten. Stets war an einer solchen Stelle die Zeichnung der unter den Haaren stehenden Epithelzellen sehr undeutlich, so dass es unklar blieb, ob hier nur die gewöhnlichen Epithelien oder spezifische auch morphologisch von denselben verschiedene Zellen vorhanden waren, ja ob die Haare überhaupt mit Zellen in Verbindung traten oder — so wie die Nervenenden in der Hornhaut — ohne Vermittlung von in der Epidermis gelegenen Epithelien aus der Tiefe der Haut frei hervorragende Spitzen darstellten. Zu einem positiven Resultat hat mich nur die ausdauernde Anwendung der Isolationsmethoden geführt. Auch hier ist die Wahrscheinlichkeit eine äusserst geringe, unter der überwiegenden Mehrzahl der indifferenten Epithelien, die etwa vorhandenen die Borstenhaare tragenden Zellen zu erhalten. Doch bin ich ein einziges Mal so glücklich gewesen, mittelst dieser Methode aus der Haut von *Arion* ater ein Präparat zu gewinnen, welches deutlich die Continuität des

1) Dies gelang mir zwar nicht an der Haut der Cephalopoden, wohl aber an den hinteren Fühlern von *Aplysia*, einer Opisthobranchierin, direct nachzuweisen. Dieselben zeigen unter dem Mikroskop ein cuticulares Cylinder-epithel, über welches vereinzelte feine Borstenhaare hervorragen. Dazwischen finden sich einige kleine Inseln von Flimmerepithel, durch deren Wimperung in der Flüssigkeit unter dem Deckgläschen Strömungen entstanden, welche die feinen Borstenhaare mitunter deutlich hin und her bewegten.

Borstenhaares mit einer zwischen den gewöhnlichen Cylinderepithelien gelegenen spindelförmigen Zelle zeigte.

Die Annahme des Zusammenhanges der die Borstenhaare tragenden Zellen mit Nervenfasern stützt sich ebenfalls nur auf eine einzige directe Beobachtung. In dem Gehörorgan der Heteropoden habe ich den Zusammenhang Borsten tragender Zellen mit Nervenfasern sicher constatiren können, und möchte ich eine weitere Ausdehnung des hier nachgewiesenen Principis auf die übrigen Sinnesorgane und die Haut des Molluskentypus — auch ohne mich auf das für den Vertebratentypus ermittelte Gesetz zu berufen — als eine wohlberechtigte Annahme bezeichnen, zumal da wir sehen werden, wie das Gehörorgan wahrscheinlich in allen Molluskenklassen eine Einstülpung von der äusseren Haut aus darstellt und mit derselben in continuirlicher Verbindung bleibt, also keineswegs zu ihr in einem so heterogenen Verhältniss steht, wie das stets als geschlossenes Bläschen auftretende Gehörorgan der Wirbelthiere.

Ausser diesen die Borstenhaare tragenden höchstwahrscheinlich nervösen Cylinderepithelien, welche in den beiden Klassen der Gasteropoden und der Cephalopoden ganz allgemein verbreitet sind, finden sich in der Haut der Mollusken jedoch auch noch andere Zellen, welche ich ebenfalls als Neuroepithelien beanspruchen möchte. Während die Borstenhaare und die dieselben tragenden Sinneszellen stets einzeln zwischen indifferenten Epithelien stehen und selbst an den Stellen ihres relativ reichsten Vorkommens, z. B. an den Tentakeln zwischen je zwei Borstenhaaren doch immer noch eine Mehrzahl nicht nervöser Epithelien gezählt werden kann, finden sich bei vielen Mollusken an einigen besonders begünstigten Hautstellen, wie Tentakeln, Mantelrand, Umgebung des Mundes, der vordere Rand des Fusses bei den Gasteropoden, zwischen indifferenten Epithelien Lücken, welche die Breite einer gewöhnlichen oder wimpernden Epithelzelle meist noch um etwas übertreffen. Aus diesen ragen eine Menge kurzer, glänzender Spitzen hervor und ist mir bei genauerer Untersuchung einiger dieser Organe zur hohen Wahrscheinlichkeit geworden, dass dieselben einzeln auf sehr feinen und schmalen Zellen stehen, welche zu Bündeln von 6 bis 12 vereinigt zwischen den indifferenten Epithelien liegen, und also ganz die Anordnung der von Leydig ¹⁾

1) Zeitschr. für wissenschaftliche Zoologie. 1851. Bd. III, p. 6.

entdeckten und später von Franz Eilhard Schulze¹⁾ genauer untersuchten becherförmigen Organe der Fische, sowie der von Lovén und Schwalbe an der Säugethierzunge aufgefundenen sog. Schmeckbecher wiederholen. Obwohl ich einen Zusammenhang der in einem solchen Becher zusammenliegenden feinen Zellen mit Nervenfasern nicht nachgewiesen habe, so stehe ich doch nicht an, diese becherförmigen Organe der Mollusken ebenfalls als Sinnesorgane und die dieselben constituirenden Zellen als Neuroepithelien zu deuten. Während die Borstenhaare, wie sich mit hoher Wahrscheinlichkeit aus ihrer ganzen Anordnung ergibt, die Vermittler des Tast- und Gefühlsinns, die empfindenden Punkte der Hautoberfläche darstellen, deren relativer Reichthum oder Armuth die grössere oder geringere Fähigkeit der betreffenden Hauptparticeen, Empfindung und Gefühl zu vermitteln, bedingen, scheinen diese becherförmigen Organe mehr der Vermittlung spezifischer mehr diffuser Sensationen wie Geruch und Geschmack zu dienen.

Pigment.

Ehe wir diese allgemeine Uebersicht verlassen und dazu übergehen, in den einzelnen Fällen die Zusammensetzung der Haut aus den vier soeben beschriebenen Formen von Cylinderepithelien zu untersuchen, wollen wir vorher noch kurz der in der Haut der Mollusken vorkommenden Pigmente gedenken. Dieselben haben ihren Sitz entweder in den Epithelien selbst oder in dem subepithelialen Bindegewebe. Ersteres ist der Fall mit den Plattenepithelien einiger Heteropoden sowie mit vielen cuticularen und Wimperepithelien der Gasteropoden. In der Haut der lungenathmenden Landgasteropoden gehen die Becherzellen eine eigenthümliche Differenzirung zu den einzelligen Farbdrüsen ein, welche wir später noch besprechen werden.

Das bei den meisten Gasteropoden im subepithelialen Bindegewebe abgelagerte Pigment bildet bei der Untersuchung dünner Hautstückchen das Haupthinderniss. Wahrscheinlich ist das körnige Pigment stets in Bindegewebszellen gebildet, wenn auch in vielen Fällen nichts mehr von denselben zu sehen ist und das ganze subepitheliale Gewebe mit körnigem Pigment infiltrirt erscheint. Das Bindegewebe der Heteropoden ist wie überhaupt so auch unter der Epi-

1) Zeitschr. für wissenschaftl. Zoologie. 1862. Bd. XII, p. 218.

dermis pigmentlos und bei den Cephalopoden führt die unmittelbar unter der ebenfalls unpigmentirten Epidermis gelegene Bindegewebsschicht kein Pigment, welches erst in einer etwas tieferen Schicht auftritt und dort die so höchst interessanten Chromatophoren bildet.

I. Haut der Gasteropoden.

A. Süßwassergasteropoden.

Ancylus lacustris.

Bei *Ancylus lacustris* ist fast die ganze Oberfläche des Körpers mit Flimmerepithel bekleidet. Nur die ganz wie die der *Neritina fluviatilis* ¹⁾ gebauten Fühler tragen ein einfaches Cylinderepithel mit einer feinen cuticularen Bedeckung. Doch finden sich auch hier einzelne flimmernde Inseln sowie nicht seltene zum Theil sehr ansehnlich grosse Becherzellen. Die innere (Darm) Oberfläche ist ebenfalls mit ziemlich breiten und niedrigen Wimperepithelien bekleidet, deren Wimperhaare sich durch den doppelt contourirten relativ ziemlich breiten Saum in das Protoplasma der Zelle verfolgen lassen.

B. Meeresgasteropoden.

Haliotis tuberculata.

Die Haut von *Haliotis tuberculata* besteht fast ganz aus Wimperepithel; doch ist ganz wie bei *Neritina fluviatilis* der Manteltheil mit einem schwarzes körniges Pigment führenden Cylinderepithel überzogen. Besonders interessant sind die grossen Tentakel, von denen jeder nach oberflächlicher Schätzung etwa 80—100 secundäre Tentakel trägt. Dieselben (Fig. 22) sind von einem niedrigen eine deutliche Cuticula tragenden Cylinderepithel überzogen.

In den Zellen sind stets einige bis viele Körnchen eines schmutzig olivenbraunen bis grünlichen Pigments abgelagert. An der Spitze des secundären Tentakels ragt eine Anzahl kranz- oder büschelförmig angeordneter kurzer, starrer, glänzender Haare hervor.

Calyptraea vulgaris.

Eine Beobachtung, welche für die Histologie des Wimperepithels — wie oben schon erwähnt — von hohem Interesse ist, machte ich an den Fühlern einer *Calyptraea* — wahrscheinlich *vulgaris* Phil. Dieselben sind von einem Flimmerepithel überzogen, an dessen Zellen der der freien Fläche zugekehrte Saum Dimensionen angenommen

1) cf. Claparède. (Müller's Archiv 1857. p. 114).

hat, wie ich sonst an keiner Stelle auch nur annähernd gesehen habe und welche denselben vollkommen einer echten Cuticula ähnlich machten. Derselbe wurde von den Wimperhaaren deutlich durchbohrt und erschien wie von Porenkanälen durchzogen (Fig. 23). Die Fortsetzung der ziemlich starken Wimpern in das Zellprotoplasma zu verfolgen, war an dieser Stelle leider unmöglich, da der Theil der Zelle unmittelbar unter dem Saum mit dunkelgelben Pigmentkörnchen angefüllt war. Die Uebereinstimmung des Saumes mit einer Cuticula geht jedoch noch weiter. Derselbe erscheint in der That als eine von der ganzen Zellenschicht gleichmässig gebildete homogene Ausscheidung, an welcher die von den einzelnen Zellen gebildeten Territorien durch keine besonderen Contouren mehr getrennt und nicht mehr zu unterscheiden waren. Ich zerzupfte einen Fühler in süßem Wasser um die Zellen quellen zu machen. Die einzelnen Zellen gelang es selten zu isoliren, gewöhnlich wurden sie zu kleineren Paketen durch die gemeinsame Cuticula, welche dann eine ganz sichelförmige Krümmung annahm, zusammengehalten.

Doris.

An einer leider nicht genau bestimmten sehr schönen Species von *Doris* habe ich die Tentakeln und den vorderen Mantelrand näher untersucht. Die Fühler sind wie bei allen *Doridiern* und vielen *Opisthobranchiern* ausserdem noch geringelt und erscheinen bei Betrachtung mit der Lupe schraubenförmig gewunden. Sie sind ganz von Flimmerepithel überzogen mit dazwischen stehenden feinen Borstenhaaren. Der Mantelrand (Fig. 24) ist gelb gefärbt. Die Epithelzellen selbst sind gelben Pigmentkörnchen angefüllt; es sind in überwiegender Mehrzahl cuticulare Epithelien, dazwischen einzelne oder zu 2—3 zusammenstehende Wimperepithelien und einige kleine Becherzellen. Das physiologisch wichtigste Element wird jedoch durch an dieser Stelle gar nicht seltene becherförmige Sinnesorgane dargestellt, welche die Breite einer gewöhnlichen Epithelzelle um nicht sehr viel übertreffen und aus denen eine Anzahl kleiner starrer glänzender Borsten hervorragt, ganz wie an der später zu beschreibenden Rüsselspitze der *Heteropoden*, so dass ich nicht anstehe, diese becherförmigen Organe ebenfalls wie dort als büschelartige Anhäufungen sehr schmaler Nervenendzellen zu deuten.

Aplysia punctata.

Die Haut des Rückens von *Aplysia punctata* trägt ein wimperndes Epithel. Die hinteren Tentakel (Fig. 25), welche ich allein

genauer untersucht habe, sind von einem einschichtigen cuticularen Cylinderepithel überzogen, in welchem nur sehr spärlich kleine Inseln von Flimmerepithel verstreut sind. Ziemlich zahlreich finden sich verhältnissmässig recht grosse Borstenhaare und konnte ich an diesem Object beobachten, wie dieselben durch die in der Flüssigkeit unter dem Deckgläschen hervorgebrachte Strömung hin und her bewegt wurden. Die auch hier vorhandenen Becherzellen übertreffen — wie bei den meisten Salzwasser-Mollusken — an Grösse kaum die gewöhnlichen Epithelien.

Aeolis.

Aeolis — die untersuchte Species konnte nicht genau bestimmt werden; am meisten ähnelte sie der *A. Drummondii* Thomps.¹⁾ — zeigt ebenfalls auf der Körperoberfläche Wimperung. Die vorderen Fühler (Fig. 26) welche ich genauer untersuchte, zeigen zwischen einer continuirlichen Decke grosser Flimmerepithelzellen, an denen man recht gut die Fortsetzung der Wimperhaare in das Zellprotoplasma wahrnehmen konnte, einzelne becherförmige Sinnesorgane, denen ganz gleichend, die ich von dem Mantelrand der *Doris* beschrieben habe.

C. Landgasteropoden (Pulmonaten).

Die Verschiedenheit des Mediums, in dem diese Thiere leben von dem, auf welches die Bewohner der Flüsse und der Meere angewiesen sind, bedingt auch in der Struktur der Hautdecken mannichfache Unterschiede. So tritt z. B. das bei den Wasserbewohnern so weit verbreitete Flimmerepithel entschieden mehr zurück, um einem gewöhnlichen Epithel Platz zu machen. Ganz besonders aber sind es die Becherzellen, deren mächtige Entwicklung die Haut der Pulmonaten vor der der Wassergasteropoden auszeichnet. Während bei den letzteren die Grösse der Becherzellen selten die der gewöhnlichen Epithelien, zwischen denen dieselben liegen, übertrifft — die Zellen, welche Meyer und Möbius²⁾ aus der Haut von *Elysia viridis* abbilden und beschreiben, sind mir bis jetzt fast das einzig bekannte Beispiel; auch die Becherzellen von *Ancylus lacustris* übertreffen um das Mehrfache die Grösse der gewöhnlichen Epithelien — ist die Schleimbereitung bei den Pulmonaten durchgehend

1) Meyer und Möbius, Fauna der Kieler Bucht Taf. II.

2) Fauna der Kieler Bucht p. 9.

eine ausserordentlich energische und die Grösse der Zellen steht dazu in gleichem Verhältniss.

Ich habe am genauesten die Haut von *Arion ater* untersucht. Hautdurchschnitte lassen sich am besten nach vorheriger Erhärtung in Osmium von 1 % anfertigen. Das Präparat Fig. 27 ist auf diese Weise gewonnen. Nach 12 Stunden gestattet das eingelegte Stück schon die feinsten Schnitte. Ein Uebelstand bei dieser Methode ist nur, dass die subcutanen Muskeln sich stets auf das äusserste contrahiren und so die Hautoberfläche stets geschrumpft erscheint. Doch lässt sich dies eben bei keiner Methode vermeiden.

Die Rückenfläche des Thieres ist von einem einschichtigen kleinzelligen Cylinderepithelium überzogen, das zwar keine eigentliche Cuticula absondert, dessen freie Säume jedoch eine deutliche Verdickung zeigen. Auf der Haut stehen überall verstreut einzelne feine Borstenhaare. An dem Fig. 27 gezeichneten Osmiumpräparat sind deren sogar zwei erhalten. Doch gelang es nicht an diesen Präparaten über das Verhältniss derselben zu den epithelialen Elementen ins Klare zu kommen. Dafür hatte ich aber das Glück, unter den von einem 24 Stunden in Kali bichromicum von 1 % macerirten Hautstück gewonnenen Epithelgruppen auf das Fig. 28 dargestellte Präparat zu treffen, welches deutlich zeigt, wie die Borstenhaare auf besonders differenzirten Epithelzellen stehen, welche ich als Nervenendzellen in Anspruch nehmen möchte.

Unmittelbar unter dem Epithelium beginnt eine dichte Lage schwarzen körnigen Pigments, welches das Bindegewebe ganz und gar verdeckt; etwaige Pigmentzellen sind nicht unterscheidbar, die ganze Schichte erscheint diffus infiltrirt. Weiter nach innen zu wird das Pigment spärlicher und tritt nur noch in einzelnen Streifen auf. Man erkennt dazwischen deutliche Bindegewebsbündel. Noch tiefer folgen die netzartig verlaufenden Bündel sich verästelnder Muskelzellen.

Eine ganz besonders hohe Entwicklung und Differenzirung zeigen in der Haut der Pulmonaten die Becherzellen. Dieselben erreichen durchweg eine die der gewöhnlichen Epithelien um das Vielfache übersteigende Grösse, so dass nur verschwindend kleine Theile derselben zwischen den gewöhnlichen Epithelien liegen, die eigentlichen Zellkörper aber in der Tiefe der bindegewebigen Cutis ihren Platz finden und so als eigene Hautdrüsen imponiren.

Semper unterscheidet in seinen schönen Beiträgen zur Ana-

tomic und Physiologie der Pulmonaten¹⁾ zweierlei Modificationen dieser Hautdrüsen. Die erste, kleinere Form stellt die schon von Gray²⁾ beschriebenen Farbdrüsen dar. Semper hat dieselben genauer studirt und dieselben zuerst als einzellige Drüsen aufgefasst. In der Rückenhaut von *Arion ater* fand ich diese Zellen nicht entwickelt. Die rothbraune Varietät von *A. empiricorum*, welche Semper untersuchte, war mir unzugänglich. Am genauesten habe ich sie an *Helix arbustorum* studirt. Es sind in der That Becherzellen, in deren Grunde ein ziemlich grosser runder Kern liegt, als deren Inhalt sich aber weder Protoplasma noch Schleim wie bei den gewöhnlichen Becherzellen, sondern eine dichte Masse körnigen dunkelschwarzbraunen Pigments nachweisen lässt. Sie zeigen gewöhnlich die Flaschenform sehr deutlich; der verschmälerte ebenfalls mit dunkeln Pigmentkörnchen angefüllte Hals mündet frei zwischen den gewöhnlichen Epithelzellen und sticht deutlich gegen dieselben ab. Ihre Grösse übertrifft die Dimensionen der gewöhnlichen Epithelzellen um das 5—6fache. Ausser bei *Helix arbustorum* habe ich sie noch an *H. hortensis* und *pomatia* gefunden. Die Untersuchung ist eine sehr bequeme, da bei den meisten Helices mit Leichtigkeit sich ein frisches feines Hautstück abpräpariren lässt, in welchem die Farbdrüsen sofort in die Augen fallen.

Die zweite Art, die von Semper sogenannten Schleimdrüsen, sind noch um vieles grösser, wie die Farbdrüsen und übertreffen bei *Arion ater* die Dimensionen der gewöhnlichen Epithelzellen bis um das 10—20fache. Dieselben sind so gross, dass Semper ihre einzellige Natur durchaus verkannte und sie als zusammengesetzte Drüsen beschrieb. Erst M. Schultze und Marchi³⁾ haben nachgewiesen, dass diese Drüsen einfache Becherzellen sind. Dieselben sind, wie die Abbildung lehrt, wirklich in ungeheurer Menge vorhanden. Auch auf nicht ganz feinen Schnitten lässt ihr heller Inhalt sie leicht erkennen. Im Grunde der Zelle liegt stets ein von etwas Protoplasma umgebener Kern, welcher jedoch nur einen relativ geringen Raum einnimmt. Der bei weitem grösste Theil der Zelle ist mit hellem Schleim angefüllt, welcher bei den meisten

1) Zeitschr. f. wiss. Zool. VIII, p. 341.

2) London Medical Gazette 1837—1838. Vol. I, p. 840. Mir gleichfalls nur aus v. Siebold, Vergl. Anatomie p. 303 bekannt.

3) Archiv f. mikr. Anat. III, p. 204.

Erhärtungsmethoden, z. B. den von M. Schultze angewandten, der Osmiumsäure und der Müller'schen Flüssigkeit, ein schaumiges Ansehen zeigt, welches mitunter ein kleinzelliges Epithel — ganz wie Semp er es abbildet — vorzuspiegeln im Stande ist. Die Grösse variiert sehr.

Einige Male sah ich zwischen den grossen hellen Zellen auch verhältnissmässig kleinere zwischen den Epithelien ausmünden, welche in ihrem Innern keine Spur des hellen Schleimes zeigten, sondern ganz mit einem körnerreichen Protoplasma nebst Kern angefüllt waren. Die Gray-Semp er'schen Farbdrüsen waren es wahrscheinlich nicht, denn sie enthielten keine echten Pigmentkörnchen von irgend welcher ausgesprochenen Farbe. Wirklich ausgebildeten Farbdrüsen, wie Semp er sie beschreibt und abbildet, habe ich in der Rückenhaut der von mir untersuchten Species gar nicht gefunden, und wenn man diese Zellen als Farbdrüsen in Anspruch nehmen will, so sind sie an dieser Stelle gegenüber dem, was ich in der Haut von *Helix* sah, auf einer sehr rudimentären Entwicklungsstufe geblieben. Eher bin ich noch geneigt, sie als Altersstadien der schleimbereitenden Becherzellen aufzufassen.

II. Haut der Heteropoden.

Auch in Bezug auf die Hautbedeckungen nimmt die kleine aber höchst interessante Klasse der Heteropoden gegenüber den übrigen Molluskenklassen eine durchaus exceptionelle Stellung ein.

Nach der Darstellung der Anatomie derselben, welche Gegenbaur in seiner unübertroffenen Monographie gegeben hat, sowie nach den sehr sorgfältigen Angaben Leuckart's, vermag ich nur wenig Neues zu bringen.

An allen den von mir untersuchten Arten, *Carinaria mediterranea*, *Pterotrachea coronata* und *mutica*, wird die ganze Leibesoberfläche mit geringen gleich zu erwähnenden Ausnahmen von einem stets einschichtigen sehr dünnen Plattenepithel überzogen. Die Zellen sind in sehr hohem Grade abgeplattet, so dass eine sehr geringe Drehung der Stellschraube genügt, die Zeichnung derselben zum Verschwinden zu bringen. Das Protoplasma der gewöhnlich polygonalen Zellen ist stets sehr blass und feinkörnig und enthält meist feine fast punktförmige glänzende Fettmoleküle. Der Kern ist gewöhnlich sehr unregelmässig geformt. Die Abbildung überhebt mich jeder weiteren Beschreibung (Fig. 29 a).

Die schmalen Intercellularräume, welche Leuckart zwischen den einzelnen Epidermiszellen beschreibt, habe ich nicht gesehen. Vielmehr sind die Zellen echte durch keine nachweisbare Spur von Intercellularsubstanz getrennte Epithelien. An einzelnen Hautstellen konnte ich sogar eine ganz exquisite Riffzellen-Bildung beobachten, indem jede Zelle an ihren Rändern mit den Nachbarzellen durch eine kammartige Zähnelung fest verbunden war. Die Gränzlinien zwischen den einzelnen Zellen erschienen in Folge dessen nicht als einfache Contouren, sondern als breitere doppeltcontourirte Bänder, als deren Ursache sich die Riffbildung erst bei stärkerer Vergrößerung ergab (Fig. 29 b). Vielleicht dass die Leuckart'sche Angabe an diesem Umstande ihre Erklärung findet.

Wimpernde Sinnesorgane.

Sämmtliche untersuchte Heteropoden zeigen über die ganze Leibesoberfläche zerstreut erst bei mikroskopischer Untersuchung wahrnehmbare scharf begrenzte etwa $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ ''' grosse Flecken, auf welchen das einschichtige Plattenepithel fehlt und welche dafür Cilien tragen. Keferstein¹⁾ hat dieselben zuerst beschrieben; er hält diese kleinen flimmernden Inseln für Analoga des auf der Vorderfläche des Leibes befindlichen sog. Wimperorgans der Heteropoden, also für Sinnesorgane. In der That kann ich bestätigen, dass stets ein ziemlich starker Nerv an diese Organe herantritt. Von der freien Fläche bei stärkerer Vergrößerung betrachtet erscheinen diese flimmernden Inseln scharf begrenzt und unmittelbar von den gewöhnlichen Plattenepithelien umgeben. Nach Keferstein geht der Nerv bei diesen Organen in eine graue ganglionäre Masse über, welche auf ihrer freien Fläche Wimpern trägt. Ich habe diesen Gebilden eine ziemlich genaue Untersuchung gewidmet und gefunden, dass dieselben keineswegs eine amorphe Masse darstellen, sondern aus allerdings sehr vergänglichen und ihre Contouren sehr leicht einbüssenden Zellen zusammengesetzt sind. Im Querschnitt gesehen erscheinen diese flimmernden Inseln stets über das Niveau der Hautoberfläche emporgewölbt. Der Nerv geht nicht, wie Keferstein es angibt und abbildet, ungetheilt in die Masse dieses Organs über, sondern unterliegt innerhalb desselben noch einer

1) Bronn und Keferstein, Classen und Ordnungen des Thierreichs: Heteropoden.

weiteren feineren dichotomischen Verästelung zwischen den ziemlich grossen kernhaltigen membranlosen sehr leicht zerfliessenden und ihre Gränzcontouren einbüssenden Zellen, welche dieses Organ zusammensetzen. Die letzte Endigung derselben, etwa eine Verbindung mit den der äussersten Schichte angehörigen Zellen habe ich nicht gesehen.

Sinnesorgane an der Rüsselspitze.

Der epitheliale Ueberzug der Rüsselspitze besteht, wie schon Leuckart angiebt, aus einem Cyliinderepithel, dessen Dimensionen sehr gegen die sonstige plattenepitheliale Leibesbekleidung abstecken. Die Länge dieser Cyliinderepithelien übertrifft die Breite um das 10—12fache. Die stets einschichtigen Epithelien zeigen einen langen ziemlich schmalen Kern, eine mächtige in bekannter Weise gebildete Cuticula und nach der bindegewebigen Grundlage zu eine ziemlich reiche besenartige Ausfaserung. Leider habe ich versäumt das Verhältniss dieser Cyliinderepithelien zu den Plattenepithelien der Haut zu untersuchen. Leuckart beschreibt an der Wurzel des Rüssels einen allmäligen Uebergang der einen in die andere. Sehr häufig sind in der Cuticula feine Lücken, aus der eine Menge kurzer glänzender Borsten hervorragen. Es liegen hier zwischen den Cyliinderepithelien becherförmige Sinnesorgane, deren Zusammensetzung aus einem Bündel sehr schmaler — höchstwahrscheinlich nervöser — Zellen mir an diesem Object am deutlichsten wurde. Die Abbildungen (Fig. 30, 31) überheben mich einer weiteren Beschreibung dieses interessanten Gewebes.

Fühler von Carinaria.

Carinaria, jedoch nicht Pterotrachea, besitzt zwei dicht vor und unter den Augen entspringende Tentakel. Leider waren dieselben unter allen mir vorgekommenen Exemplaren nur an einem einzigen vollständig erhalten. Dieselben sind ausserordentlich contractil und werden von einem nicht sehr hohen mit einer Cuticula bedeckten Cyliinderepithel überzogen. Die ganze Oberfläche derselben ist mit mehr oder weniger spitzen, selbst noch wieder hervorstreckbaren und wieder einzuziehenden Papillen bedeckt, aus deren Spitze stets ein Bündel steifer Borstenhaare hervorsieht (Fig. 32). Der hohe Reichthum derselben zeichnet die Tentakel von Carinaria vor denen aller Gasteropoden aus.

III. Haut der Cephalopoden.

Die Haut der Cephalopoden ist noch wenig genau studirt. Vor H. Müller's Arbeit über die Histiologie der Cephalopoden liegen über den Bau derselben nur ganz gelegentliche und aphoristische Beobachtungen vor, welche bei Gelegenheit des Studiums der so höchst interessanten Einlagerungen, der bekannten Chromatophoren, gemacht wurden. Doch ist H. Müller ganz entschieden als der Schöpfer und Begründer der jetzt allgemein über dieselbe herrschenden Vorstellungen und Ansichten zu betrachten. Seine kurze, klare Darstellung ist überall acceptirt worden.

An allen von mir untersuchten Cephalopoden zeigte die Haut dieselben anatomischen Verhältnisse. Ein Unterschied stellte sich nur insofern heraus, als bei den untersuchten Octopoden (*Octopus vulgaris*, *macropus*, *Eledone moschata*) die Hautoberfläche unregelmässiger, gleichsam etwas warzig erscheint, während die überhaupt dünnere Haut von *Loligo* und *Sepia* den Thierkörper ganz glatt überzieht, eine Differenz, die auf der grössern Entwicklung der Hautmuskulatur bei den Octopoden beruht. Sonst giebt der einem Arme von *Octopus* entnommene Hautdurchschnitt (Fig. 33) auch von den bei den Decapoden vorliegenden Verhältnissen ein richtiges Bild.

Epithelium.

Die erste Schicht (a) bildet nach H. Müller ein zelliges Epithelium und weiter finde ich in der Literatur nichts über dieselbe bemerkt. Sie besteht nach meinen Untersuchungen aus einer einfachen continuirlichen Schichte von grossen Epithelzellen, deren Längsdurchmesser die Breite gewöhnlich um das Doppelte übertrifft. Sie haben eine ziemlich dichte glänzende Cuticula abgesondert. Alle die oben erwähnten Eigenschaften der cuticularen Epithelien, die feine Streifung nach der Cuticula, die besenartige Ausfaserung nach der bindegewebigen Grundlage zu, lassen sich an gerade diesem Object auf das vollkommenste wahrnehmen. (Fig. 34 a, b). Schon bei einer ganz oberflächlichen Untersuchung der Haut im frischen Zustande fallen die in der Epidermis der Cephalopoden sehr reichlich vorhandenen Becherzellen in's Auge und auch an Isolationspräparaten gelingt es leicht dieselben darzustellen (Fig. 34 c, d). Bemerkenswerth ist, dass dieselben nur selten einzeln vorkommen; gewöhnlich stehen mehrere (meistens vier) solcher Zellen zusammen, die dann

durch eine gemeinschaftliche, wenn auch nur sehr feine Oeffnung in der Cuticula ihr Secret ergiessen. Andere zusammengesetztere Drüsen habe ich eben so wenig wie H. Müller aufzufinden vermocht.

Die ganze Haut der Cephalopoden ist mit jenen zerstreuten einzeln stehenden starren Borstenhaaren bedeckt, welche wir schon in der Classe der Gasteropoden als die Träger und Vermittler der Empfindung kennen gelernt haben. Besonders häufig sind sie an den zu den Tastfunctionen so hoch differenzirten Armen, seltener in der Haut, welche den Rumpf bekleidet. Leider stösst, trotz der Pigmentlosigkeit der Epidermis, die Verfolgung dieser Haare in die Epidermis selbst auf grosse Schwierigkeiten und ist mir der Nachweis bestimmter Endzellen nicht gelungen.

Lippe der Octopoden.

An zwei Stellen zeigt die Epidermis der Cephalopoden ein von dem so eben geschilderten etwas abweichendes Verhalten. An der faltigen, wie mit Papillen besetzten s. g. Lippe der Octopoden nimmt der Längendurchmesser der Cyliinderepithelien (Fig. 35 a, b), welche hier übrigens alle Eigenthümlichkeiten der cuticularen Epithelien am ausgeprägtsten zeigen, um ein ganz beträchtliches zu. Auch die Cuticula erreicht eine noch bedeutendere Dicke wie sonst und es erinnern die hier gewonnenen Bilder ganz an die Epithelien der oben beschriebenen Rüsselspitze der Heteropoden.

Saugnäpfe.

Die zweite Stelle, wo die typische Structur der Haut der Cephalopoden eine Abweichung erleidet, ist an den Saugnäpfen, wo die Cuticula ganz enorme Dimensionen annimmt. H. Müller und Kölliker¹⁾, denen sonst die cuticulare Bedeckung des Cephalopodenleibes entgangen zu sein scheint, haben dieselben an diesen Stellen bereits beschrieben und vermag ich ihren Resultaten nichts Neues hinzuzusetzen.

Cutis. Faserschichte.

Unter dem einfachen Epithelium folgt eine rein bindegewebige nerven- und gefässreiche Cutis, an welcher man recht wohl drei

1) Untersuchungen zur vergleichenden Gewebelehre pag. 63, wo Kölliker sowohl H. Müller's wie eigene Untersuchungen mittheilt.

Schichten unterscheiden kann. In der ersten, dem Epithel unmittelbar anliegenden Schichte nimmt das Bindegewebe, welches sonst bei den Cephalopoden ganz allgemein dem embryonalen Bindegewebe der höheren Wirbelthiere gleicht, einen etwas reiferen, derberen Charakter an. Die Fasern sind feiner und straffer, die theils mit Zellen und Zellresten, theils mit gallertiger Flüssigkeit gefüllten Bindegewebsinterstitien sind seltener und treten ziemlich zurück, während die fibrilläre Substanz bedeutend vermehrt erscheint, so dass diese obere Schichte einen exquisit faserigen Eindruck macht.

Chromatophorenschichte.

Unter dieser Faserschichte folgt dann bei allen Cephalopoden die Chromatophorenschichte, der Sitz des Farbenwechsels, des wunderbarsten Schauspiels vielleicht, welches der Naturforscher am Meere geniessen kann. Es lässt sich dies Phänomen auf die Gestaltveränderung intensiv gefärbter Punkte, welche in dieser Schichte liegen, zurückführen. Dasselbe hat schon lange die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gezogen. Die frühesten Mittheilungen machten San Giovanni¹⁾ und Carus²⁾, doch datirt erst von Rud. Wagner, dem das Verdienst der ersten genauen mikroskopischen Untersuchung gebührt, unsere genauere Kenntniss der schon von San Giovanni als „Chromophoren“ bezeichneten Gebilde. In seiner ersten Mittheilung³⁾, die sich auf in Triest an *Eledone moschata* angestellte Untersuchungen stützt, beschreibt er sehr gut das Farbenspiel, wie es sich unter dem Mikroskop darstellt; er sah bei der Ausdehnung im Mittelpunkt jeder Chromatophore eine runde helle Stelle auftreten. Ueber den feineren Bau derselben erfahren wir jedoch kaum noch etwas mehr, als dass sie aus Pigmentkörnchen bestehen. In seiner zweiten Mittheilung⁴⁾, welche auf 1839 in Nizza erneuten Untersuchungen beruht, deutet er nach den reformatorischen Arbeiten von Schleiden und Schwann die Chromatophoren als grosse isolirte Pigmentzellen und die schon in Triest beobachtete bei der

1) Giornale enciclopedico di Napoli XIII, 9. Auszug in Froriep, Neue Notizen 1823. V. p. 215. Uebersetzung in den Annales des Sciences naturelles 1829. XVI. p. 308. Zweite Mittheilung ebenda p. 315.

2) Icones Sepiarum. Nov. Act. Acad. Caes. Leop. 1824. XII, 1. p. 319.

3) Oken, Isis 1823 p. 159.

4) Archiv für Naturgeschichte 1841. VII, 1. p. 35 und Icones zootomicae 1841. Taf. XXIX, Fig. 8—13.

Expansion auftretende helle Stelle als Kern. Die Ursache dieser Bewegungserscheinungen verlegt er in die Zellmembran, der er eine eigene Contractilität zuschreibt. Ein grosser Fortschritt geschah durch Kölliker¹⁾, welcher den Grund der Bewegungen in die von ihm entdeckten um die Chromatophoren gelagerten contractilen Fasern²⁾ verlegt, wogegen er die Membran der Chromatophoren als wahrscheinlich nicht vorhanden bezeichnet. Auf Rud. Wagner's Veranlassung unternahm darauf Harless³⁾ eine genauere mikroskopische Untersuchung derselben bei *Loligo*. Er bestätigt die Kölliker'sche Entdeckung der contractilen Fasern, die sich an die Membran inseriren, welche nach ihm keineswegs eine Zellmembran, sondern einen aus der Verschmelzung einer Summe einzelner Zellen hervorgegangenen contractilen Sack darstellt. Consequenter Weise wird auch von ihm die Existenz des Kerns in den Chromatophoren bestritten. Brücke⁴⁾, welcher seine Untersuchung an *Octopus vulgaris* darstellte, vertritt gegen Harless die Einfachheit und Structurlosigkeit der Zellmembran; die von demselben beschriebenen zelligen Elemente erscheinen ihm nur von aussen angelagert. H. Müller⁵⁾ endlich erklärt die Chromatophoren für an jungen Exemplaren stets mit einem deutlichen Kerne versehene Pigmentzellen, um welche Faserzellen radiär angeordnet sind. Diese Auffassung scheint jetzt so ziemlich zur allgemeinen Geltung gelangt zu sein.

Meine ziemlich ausgedehnten Untersuchungen an lebenden und conservirten Exemplaren haben im Ganzen die Definition H. Müllers bestätigt. Sie waren hauptsächlich darauf gerichtet, die Structur der elastischen Membran, an welcher Harless einen complicirteren Bau beschrieben hatte, sowie namentlich die Verbindungsweise der Muskelzellen mit derselben aufzuklären.

Bringt man ein dem noch lebenden Thiere entnommenes Stück Haut unter Zusatz eines Tropfen Seewassers unter das Mikroskop, so dauern gewöhnlich noch mehrere Minuten lang die Bewegungserscheinungen vollkommen ungestört fort und entfalten dem Beob-

1) Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden 1844. pag. 71.

2) Schon Rud. Wagner hatte dieselben gesehen, jedoch unrichtig gedeutet. cf. *Icones zootomicae*. Taf. XXIX. Fig. 12.

3) *Archiv für Naturgeschichte* 1846. p. 1.

4) *Sitzungsberichte d. Wiener Akad. Math. Naturw.* Kl. 1852. VIII, p. 196.

5) *Zeitschr. für wiss. Zoologie* 1853. IV, p. 337.

achter ein Bild von wirklich wunderbarer Pracht. Richtet man seine Aufmerksamkeit längere Zeit auf einen kleinen kugeligen dunkeln Pigmentfleck, so wird man bald sehen, wie derselbe mit ausserordentlicher Schnelligkeit, ja fast momentan, sich in eine unregelmässige sternförmige Figur von dem 10fachen Durchmesser des ursprünglichen verwandelt, eine Zeit lang in diesem Zustande der Expansion beharrt und dann wieder ziemlich schnell, jedoch langsam gegen die erste blitzschnelle Ausdehnung die alte Form annimmt, welche wir als den Zustand der Ruhe bezeichnen wollen.

Innerhalb der Pigmentmasse der Chromatophoren findet man bei der Untersuchung im frischen Zustande an jüngeren Exemplaren und bei den Species, bei denen die Chromatophoren überhaupt keine sehr grossen Dimensionen annehmen (*Octopus vulgaris*, *macropus*, *Eledone moschata*) fast stets einen deutlichen Kern. Wenn derselbe auch nicht immer in der ruhenden Chromatophore deutlich in die Augen fällt, so wird er doch bei der Expansion sichtbar, und zwar wird dies durch Zusatz eines Tropfen Essigsäure noch erleichtert. Auch bei *Sepia officinalis* und bei *Sepiola Rondeletii* lassen sich in allen kleineren Chromatophoren, am besten im Expansionszustande grosse und deutliche Kerne nachweisen. Am ungünstigsten für die Demonstration des Kerns ist *Loligo vulgaris*, an welchem Harless allein seine Untersuchungen anstellte. Die Chromatophoren desselben sind durch ihre enorme Grösse ausgezeichnet. Doch habe ich in kleineren den Kern deutlich gesehen. Es scheinen also bei allen Cephalopoden die Pigmentmassen einzelnen Zellen zu entsprechen oder doch wenigstens aus einzelnen Zellen hervorgegangen zu sein.

Die Farben der Chromatophoren sind nach den einzelnen Species sehr verschieden. Bei *Octopus vulgaris* und *macropus* kommen zwei verschiedene Arten vor; die einen sind im ruhenden Zustande schwarz, in der Expansion dunkelbraun, die anderen dunkel-, bei der Expansion hellgelb. Gewöhnlich liegen die beiden verschiedenen Arten in zwei Schichten, die eine über der andern (Fig. 27). *Sepia* und *Sepiola* besitzen nur eine einzige Art, die in der Ruhe schwarz, in der Expansion rostfarben erscheint. Die schönsten Farben zeigt vor allen *Loligo*, bei dem die Chromatophoren auch die grössten Dimensionen erreichen. Die eine Art ist in der Ruhe dunkelbraun, in der Expansion braungelb; die zweite ist in der Ruhe dunkelviolett, ja fast blauschwarz, in der Expansion prachtvoll purpurroth.

Wenn man es nicht selbst gesehen hat, ist es ganz unmöglich, sich eine Vorstellung zu machen von der brennenden Pracht und der wundervollen Transparenz dieser thierischen Pigmente, die wir mit künstlichen Mitteln nur sehr mangelhaft wiederzugeben vermögen.

Der Farbstoff ist an Pigmentkörnchen gebunden, deren Grösse von der bei Hartnack IX, 2 eben noch messbaren bis zur punktförmigen schwankt. Farblose Körnchen kommen in den Chromatophoren nicht vor. Ungefärbt ist nur der Kern. Die intensiv gefärbten Pigmentkörnchen sind in einer Flüssigkeit suspendirt, die ebenfalls einen geringen Theil des Farbstoffs gelöst zu enthalten scheint, da sie stets die Farbe der Pigmentkörner, jedoch um vieles blasser zeigt. Der Contour der Pigmentansammlung ist stets durch eine scharfe Linie begränzt, welche auf das Vorhandensein einer continuirlichen, nach dem Innern der Chromatophore zu glatten und homogenen für Pigmentkörnchen sowohl wie für den in der Flüssigkeit aufgelösten geringen Bruchtheil des Farbstoffs impermeablen Wand hinweist. Besonders an expandirten Chromatophoren von *Loligo*, wo die Flüssigkeit hell karminroth gefärbt erscheint, lässt sich dieser scharfe Contour evident wahrnehmen.

Gewöhnlich schon bei der Untersuchung in ganz frischem Zustande bei Seewasserzusatz, noch viel besser aber nach Zusatz eines Tropfen Essigsäure oder kalt concentrirter Oxalsäure sieht man bei allen untersuchten Species um den Rand der ruhenden Chromatophore eine Zeichnung auftreten, welche Harless schon gesehen hat, und welche auf den ersten Blick grosse Aehnlichkeit mit einem Epithel bietet. Es scheint ein Ring von Protoplasma reichen, an ihren Gränzen gegen einander nicht immer sehr deutlich contourirten Zellen, in denen sich meist ein runder oder unregelmässiger Kern nachweisen lässt, die Chromatophore zu umgeben. Nach dem Centrum gegen das Pigment zu erscheint eben durch den oben erwähnten Contour die Gränze haarscharf gezogen, wenn auch oft etwas gezähzelt. Nach der Peripherie zu erscheint die Gränze der Zellen gegen das umliegende Gewebe selten deutlich ausgeprägt, meist verschwommen, wie Fig. 42, eine Chromatophore von *Sepia officinalis* zeigt. Das umliegende Gewebe ist Bindegewebe von exquisit embryonalem Charakter, welches den Gestaltveränderungen der Chromatophoren freien Spielraum bietet. Gefässe sowie Nervenstämmchen durchziehen dasselbe in reichlicher Menge, vor allem aber sehr zahlreiche einzelne Muskelfasern, die in ihrer Structur alle we-

sentlichen Eigenschaften der Muskelfasern der Mollusken zeigen und welche, in dem lebenden Gewebe sehr schwer oder fast gar nicht sichtbar, nach allen Richtungen hindurchziehen und sich radienartig an die einzelnen Chromatophoren inseriren.

Ich nannte die Gränze der die ruhende Chromatophore umkleidenden Zellschicht nach der Peripherie zu verschwommen und undeutlich. Lassen wir jetzt das Präparat unter dem Mikroskop allmählig absterben, was wir an dem beständigen Seltenerwerden der Bewegungen der Chromatophoren erkennen, oder lassen wir Essigsäure oder Oxalsäure länger und energischer einwirken, wodurch wir ebenfalls das Absterben beschleunigen, so treten jetzt die Muskelfasern in dem Bindegewebe weit besser hervor, und man erkennt mit Leichtigkeit die radiäre Anordnung derselben um die Chromatophore, in der Art, dass je eine Muskelfaser zwischen zwei Chromatophoren, die oft ein beträchtliches Stück von einander entfernt sein können, ausgespannt ist. Durch diese Anordnung wird es leicht erklärlich, dass nie eine einzelne Chromatophore, sondern stets mehrere zur Zeit in Bewegung gerathen. Bei näherer Untersuchung ergibt sich, wie Fig. 36, welche *Loligo vulgaris* entnommen ist, zeigt, dass jede Muskelfaser sich in der Art an die Chromatophore inserirt, dass sie continuirlich in eine von den Zellen übergeht, welche den Kranz um die ruhende Chromatophore bilden.

Dies sind die Verhältnisse der ruhenden Chromatophore. Betrachten wir jetzt dieselbe im Zustande der Expansion (Fig. 37, 38), so finden wir statt des kleinen kugelförmigen jetzt einen grossen unregelmässig sternförmigen Pigmentfleck. Geblieben ist der scharfe glatte Contour, der die in der Flüssigkeit suspendirte Pigmentmasse allseitig umgibt und bis auf die äussersten Spitzen der Figur continuirlich sich fortsetzt. Von dem epithelartigen Kranze, der die ruhende Chromatophore umgab, sehen wir nichts mehr. Dagegen sehen wir bei genauerer Betrachtung der Insertionsstellen der Muskeln eine jede Muskelfaser mittelst einer konischen kernhaltigen Anschwellung an der Chromatophore endigen. Zwischen zwei Insertionen, an den Ausbuchtungen der Chromatophoren sehen wir nur einen zweiten, dem die Pigmentmasse umschliessenden parallelen Contour, welcher an den Spitzen und Zacken der Figur, den Insertionsstellen der Muskeln, continuirlich erst auf die dort befindlichen konischen kernhaltigen Anschwellungen und ferner auf die

Muskelfasern selbst sich fortsetzt. Zwischen der Muskelfaser und ihrer konischen Endanschwellung lässt sich am frischen Präparat sowohl wie am conservirten keine Gränze wahrnehmen. Der Uebergang ist ein ganz allmäliger. Die Muskelfaser unterscheidet sich durch nichts von der gewöhnlichen Muskelfaser der Mollusken; sie stellt ein schmales Band bereits vom Protoplasma differenzirter, feinkörniger fibrillärer Substanz dar, während die kernhaltige Anschwellung eine Anhäufung echten Protoplasma's um den Kern zeigt und also wohl als eine Zelle aufgefasst werden muss. Trotzdem aber lässt sich zwischen der fibrillären Substanz der Muskelfaser und dem Protoplasma der Endanschwellung eine Gränze nicht ziehen, beide gehen vielmehr continuirlich in einander über, wie die stark vergrösserte Figur 39 zeigt. Dass aber die Endanschwellung trotzdem etwas von der Muskelfaser verschiedenes darstellt, dafür scheint der Umstand zu sprechen, dass man an ganz frischen Präparaten um die ruhenden Chromatophoren wohl den Zellenring, von den in den Zellenring übergehenden Muskelfasern aber keine Spur sieht; dieselben fallen erst beim Absterben des Gewebes in die Augen.

Bei der Untersuchung an frischen Präparaten bedurfte es für mich einer grossen Ausdauer, um zu einer befriedigenden Anschauung über diese Verhältnisse zu gelangen. Viel leichter gelangt man zum Ziel, wenn man frische Hautstückchen auf einige Tage in Alcohol legt. Die Chromatophore mit ihrem ganzen Muskelfaserapparat lässt sich dann beim Zerzupfen mit feinen Nadeln aus dem umgebenden Bindegewebe herauslösen und so ganz isolirt darstellen. Ja es gelingt mitunter ganz dieselben Präparate noch aus älteren in den Museen in Spiritus aufbewahrten Exemplaren zu gewinnen. Fig. 40 ist von einem schon längere Zeit in Spiritus gelegenen Exemplar von *Sepiola Rondeletii*, welches ich der Güte des Herrn Prof. Pagenstecher verdanke, entnommen worden. Wie man bei dem Vergleich mit den frischen Präparaten sieht, sind durch die Wirkung des Spiritus die Dimensionen der Muskelfasern sehr verkleinert. Doch waren an allen Insertionsstellen noch die kernhaltigen kegelförmigen Anschwellungen zu erkennen.

Die Uebergänge zwischen den beiden soeben betrachteten Formen der Chromatophoren, dem Ruhezustande und der Expansion, welche wegen der Schnelligkeit des Vorganges sehr schwer zu beobachten sind, erweisen deutlich, dass das, was uns im ruhenden Zustande als Zellenring um die Chromatophore erscheint, den koni-

schen Anschwellungen an den Insertionsstellen der Muskelfasern entspricht. Fig. 41 stellt eine Chromatophore von *Loligo* im Act der Expansion, Fig. 37, 38 zwei völlig expandirte Chromatophoren desselben Cephalopoden dar. Die Continuität zwischen den einzelnen konischen Anschwellungen an den Insertionsstellen wird durch ein bei Fig. 41 noch etwas breiteres, bei Fig. 37, 38 viel schmäleres Band hergestellt, in welche die konischen Anschwellungen unmittelbar mit ihrer Substanz übergehen und so mit einander verschmelzen. In der Ruhe wird die Membran der Chromatophore durch die konischen Endanschwellungen der Muskelfasern, die an ihrem der Chromatophore zugekehrten Ende mit einander verschmolzen sind, gebildet. Bei der Expansion werden durch den Muskelzug die Endanschwellungen von einander gezogen und die im ruhenden Zustande wahrscheinlich ziemlich starke Verbindungsbrücke zwischen je zwei Muskelinsertionen wird bei der Expansion zu einem sehr schmalen Bande ausgezogen, welches von einer Anschwellung zur andern herüberziehend die Verbindung vermittelt und die Wand gegen das Pigment hin bildet. Beide Zustände, die Ruhe und die Expansion, so verschieden sie auch auf den ersten Blick erscheinen, zeigen doch im wesentlichen dieselben anatomischen Verhältnisse und ihre Unterschiede sind fast nur quantitativer Natur. Wenn in der Ruhe die konischen Insertionsstellen allein die Membran der Chromatophore zu constituiren scheinen, wenn in der Expansion die Chromatophore nur von einem schmalen doppelt contourirten Saum umgeben erscheint, dessen innerer Contour beständig die Gränze gegen das Pigment bildet, dessen äusserer sich jedoch auf die konischen Anschwellungen und die Muskelfasern fortsetzt, so sind das doch im Wesentlichen dieselben Verhältnisse. Stets wird die Wand der Chromatophore durch die verschmolzenen konischen Enden der Muskelfasern gebildet, auch in der Expansion, wo ähnlich wie z. B. in der Retina durch die Verschmelzung der pinselförmig verbreiterten Enden der Müller'schen Fasern die Membrana limitans, eine homogene Haut, zu Stande kommt. Dass die im ruhenden Zustande kurzen und starken Verbindungen in der Expansion zu langen und schmalen Commissuren ausgezogen werden, ist im Grunde der einzige Unterschied zwischen beiden Zuständen.

Wir haben oben gesehen, dass die Pigmentmasse der Chromatophore einen deutlichen grossen Kern besitzt und wir haben daraus geschlossen, dass dieselbe einer Pigmentzelle entspricht oder doch

wenigstens aus einer Zelle hervorgegangen ist. Ob die Pigmentzelle in früheren Stadien, ob sie überhaupt jemals oder noch jetzt in der fertigen Chromatophore eine Membran besessen hat, oder noch besitzt, dürfte sehr schwer zu entscheiden sein. Wir haben bis jetzt die Chromatophoren nur so studirt, wie sie uns erscheinen, wenn wir auf ein flächenhaft ausgebreitetes Stück Haut von oben herabblicken, wo sie uns stets ihren grössten Flächendurchmesser darbieten. An diesen Bildern gelangten wir leicht zu dem Resultat, dass die Wand der Chromatophore aus den kegelförmig oder pinselförmig verbreiterten mit einander untrennbar verschmolzenen Endanschwellungen der Muskelfasern gebildet werde. Eine eigene Membran der Pigmentmasse, die dieselbe umgibt, wie die Zellmembran das Protoplasma, die allen Bewegungen der Pigmentzelle eng angeschlossen folgt, sahen wir uns anzunehmen nicht genöthigt. Wie aber stellt sich die Sache für die obere und untere Fläche der Chromatophore? Die Muskelfasern sind doch nur ringsum auf den Rand beschränkt; was bildet da die Gränze gegen das Pigment? Es muss dort ebenfalls eine für Pigment impermeable Wand vorhanden sein; und dieselbe existirt in der That, wie man sich sehr leicht an Spiritusexemplaren überzeugen kann, wo man sehr häufig auf der Oberfläche expandirter Chromatophoren Falten und Kniffe sieht, die auf das Vorhandensein einer sehr feinen Haut hindeuten. Es sind hier zwei Möglichkeiten vorhanden. Entweder ist diese feine Haut, an der ich keine weitere Structur wahrzunehmen vermochte, die ursprüngliche Membran der Pigmentzelle. In diesem Falle müssen wir natürlich auch am Rande eine Zellmembran um die Pigmentmasse annehmen, welche dort mit dem von den Endanschwellungen der Muskeln und ihren Verbindungen gebildeten Ringe untrennbar und unwahrnehmbar verschmolzen sein müsste. Oder die Pigmentzelle ist membranlos und die feine Haut auf ihrer Oberfläche ist eine continuirliche Fortsetzung des durch die Verschmelzung der Muskelinsertionen entstandenen Randtheils, welcher sich, wenn auch sehr verdünnt und verfeinert, von einem Rande zum andern herüberzieht und so nicht bloß einen mehr oder minder breiten Ring um den Rand, sondern einen vollkommen geschlossenen Sack um die Pigmentzelle bildet. Ich wage zwischen diesen beiden Annahmen nicht zu entscheiden; sie haben beide gleichviel Wahrscheinlichkeit für sich, und wir werden sehen, dass zur Deutung und Erklärung der Bewegungen der Chromatophoren die eine Annahme so gut genügt wie die andere.

Versuchen wir jetzt an der Hand der gewonnenen anatomischen Thatsachen das Zustandekommen und das Wesen der so höchst merkwürdigen Bewegungserscheinungen der Chromatophoren zu analysiren.

Bei näherer Betrachtung der zunächst in die Augen fallenden Bewegungserscheinungen des Pigments stellt sich bald heraus, dass dasselbe eine nur passive Rolle spielt. Fig. 36—38 stellen dieselbe Chromatophore von *Loligo*, Fig. 36, im Zustande der Ruhe, Fig. 37, 38 in zwei verschiedenen Expansionszuständen dar. Fig. 37 ist unmittelbar nach dem Act der Expansion gezeichnet. Soeben erst hat die Flächenausdehnung der Chromatophore mit gleichzeitiger Abflachung stattgefunden. Man sieht in der Mitte noch deutlich einen dunklern Hof, die breite Randzone ist an Pigmentkörnern ärmer, doch findet fortwährend eine rapide Körnchenströmung vom Centrum nach der Peripherie statt, bis nach einigen Secunden eine völlig gleichmässige Vertheilung hergestellt ist. Dasselbe, wenn auch nicht so eclatant, beobachtet man in Fig. 38. Aber auch andere ganz entgegengesetzte Verhältnisse kommen vor, die ebenfalls auf die völlige Passivität des Pigments bei diesen Bewegungen hinweisen. Manchmal geht die Expansion und die Abflachung, die Depression im Centrum der Chromatophore so energisch vor sich, dass in der Mitte der sternförmigen Figur ein unregelmässiger pigmentloser Raum entsteht, wo die obere und untere Wand der Chromatophore unmittelbar auf einander zu liegen und einander zu berühren scheinen, während in den peripheren Theilen und Zipfeln der Chromatophore die Pigmentkörnchen noch wie wild durcheinanderwirbeln. Auch bei der Rückkehr in den Zustand der Ruhe spielt das Pigment eine nur passive Rolle.

Die Erklärung der Expansion hat seit der Entdeckung der zu den Chromatophoren gehenden Muskelfasern keine Schwierigkeiten mehr, und kein unbefangener Beobachter, der das Glück hatte, das wunderbare Phänomen einmal in seiner ganzen Pracht zu geniessen, hat in der stets blitzschnell auftretenden Expansion etwas anderes zu sehen vermocht wie die gleichzeitige Innervation, Contraction und Wirkung zahlreicher radiär um die Chromatophore angeordneter Muskelfasern. Schwierigkeiten bot seitdem nur noch die Erklärung, welche Kräfte die expandirte Chromatophore veranlassen möchten, wieder in den Zustand der Ruhe zurückzukehren. Aus dem Umstande, dass bei der Expansion und Anspannung der Insertions-

stellen der Muskeln nie ein Polygon mit geraden Linien, sondern stets mit Bogenlinien zu Stande kommt, hat Harless schon ganz richtig der Wand der Chromatophore Elasticität zugeschrieben und hat eben diese Elasticität für die Ursache erklärt, wesshalb die Chromatophore stets wieder in den ruhenden Zustand zurückkehrt. Auch Brücke hat diese Erklärung adoptirt. Für mich lag immer etwas Missliches darin, einer einfachen, structurlosen und zarten Zellmembran eine so mächtig wirkende Elasticität zuzuschreiben. Diese Schwierigkeit ist jetzt gehoben. Wir verlegen die der Contraction der Radiarmuskelfasern entgegenwirkende elastische Kraft wohl am besten in den die ruhende Chromatophore umgebenden Zellenkranz, dessen im ruhenden Zustande kurze und starke Commissuren bei der Expansion auf das stärkste ausgedehnt werden und bestrebt sind wieder in den alten Zustand der Verkürzung zurückzukehren.

Die oben aufgeworfene Frage, ob die Pigmentzellen der Chromatophoren eine eigene Membran besitzen, oder ob der sie allseitig umgebende elastische Sack einzig und allein von den verschmolzenen und verbreiterten Insertionsenden gebildet wird, lässt sich auch aus den Bewegungserscheinungen nicht entscheiden. Vielmehr dürften beide Annahmen denselben gleich gut genügen. Sollten wir uns der Annahme einer echten Zellmembran zuneigen, so müssten wir derselben eine nicht unbedeutende Dehnbarkeit zuschreiben.

Ich will noch bemerken, dass schon Harless diesen Zellenring um die ruhende Chromatophore gesehen und gezeichnet hat ¹⁾. Er deutet denselben jedoch als einen Kranz von Falten, die jedesmal dann in der Membran der Chromatophore entstehen sollen, wenn der Farbstoff dieselbe nicht ganz ausfüllt, — eine Deutung, die der von Harless selbst aufgestellten Elasticität der Membran widerspricht. Wir sehen stets den Farbstoff dem inneren scharfen Contour der Chromatophore hart anliegen.

In der Haut einer jungen *Sepia officinalis* fand ich einmal zwischen den Chromatophoren ziemlich häufig eigenthümliche, rundlich ovale, grobgranulirte Körper (Fig. 43). Ich enthalte mich jeder weiteren Deutung und will nur auf eine Bemerkung H. Müller's hinweisen, wonach in der Chromatophorenschichte »ähnliche Zellengruppen wie die Chromatophoren jedoch ohne Pigment« vorkommen sollen.

1) L. c. Fig. 1.

Vielleicht stehen diese Körper zu den H. Müller'schen Pseudo-Chromatophoren in irgend einer Beziehung, vielleicht müssen sie aber auch zu den Gebilden der nächstfolgenden Hautschicht gerechnet werden, zu deren Betrachtung wir uns jetzt wenden.

Flitternschichte.

Unter der Chromatophorenschichte folgt die ebenfalls durch den Charakter ihrer Einlagerungen ausgezeichnete Flitternschicht, in welcher nach der schönen Entdeckung von Brücke der Sitz des weissen metallischen Schimmers und opalisirenden Glanzes, der die Haut der Cephalopoden so sehr auszeichnet und für das Spiel der Chromatophoren erst den rechten Hintergrund hergibt, zu suchen ist. Bei der Untersuchung im auffallenden Licht reflectiren diese »Flittern«, wie Brücke die Einlagerungen in dieser Hautschicht genannt hat, die lebhaftesten und verschiedensten Farben, deren ausserordentlicher Glanz es sehr wahrscheinlich macht, dass dieselben Interferenzfarben dünner Blättchen sind. Nach Brücke haben noch H. Müller und V. Hensen ¹⁾ dieselben untersucht. H. Müller gebührt das Verdienst der interessanten Entdeckung, dass nicht bloss in der äusseren Haut, sondern überhaupt auch an anderen Stellen des Cephalopodenleibes, z. B. an Umhüllungen von Organen wie am Tintenbeutel diese Flittern vorkommen und auch dort ähnliche optische Erscheinungen hervorrufen. Hensen hat dieselben in der *Argentea externa* des Cephalopodenauges aufgefunden. Ich habe diese Gebilde in der Haut von *Sepia officinalis* ziemlich eingehend studirt. Bei der Untersuchung mit durchfallendem Licht sieht man einzelne helle mattglänzende, scharfcontourirte Tafeln, meist von unregelmässig rhombischer Gestalt. Dieselben sind sehr platt, da sie schon bei geringer Abänderung der Einstellung aus dem Gesichtsfelde verschwinden. Sie liegen in dem Bindegewebe ziemlich dicht neben einander, jedoch so, dass immer noch freie Zwischenräume bleiben. Stets schien mir nur eine einfache Schichte derselben vorhanden zu sein. Ihre Substanz zeigt eine ganz eigenthümliche Differenzirung und einen eigenthümlich matten Glanz. Es scheint als ob die ganze Platte wieder aus kleineren Flittern oder Blättchen bestehe. Es ist schwer, durch blosser Beschreibung eine richtige Vorstellung von dem

1) Ueber das Auge einiger Cephalopoden. p. 10 des Separatabdruckes. Zeitschrift für wiss. Zoologie 1865. XV. p. 164.

Aussehen zu geben, welches dieselben darbieten. Ich verweise daher auf die Abbildungen (Fig. 44). Fast in allen Plättchen sieht man im Centrum eine helle runde Stelle, welche sich mitunter deutlich als ein Kern zu erkennen giebt, auftreten, so dass auch für mich, trotz der Einwände von Hensen, H. Müller's Ansicht, dass die Flittern aus kernhaltigen Zellen hervorgegangen sind, viel Wahrscheinlichkeit hat. Es würde demnach stets eine dieser rhombischen Flittern einer einzigen Zelle entsprechen, deren Kern in den meisten Fällen noch geblieben, deren Protoplasma aber eine ganz spezifische einzig dastehende Differenzirung eingegangen ist. Bei der Betrachtung bei auffallendem Licht ist das Schauspiel der von den Flittern reflectirten Farben wirklich ein ganz ausserordentlich schönes. Doch gelang es mir ebenso wenig wie Brücke, auch nur Andeutungen der complementären Farben bei Untersuchung im durchfallenden Licht wahrzunehmen. Dieselben erschienen mir stets einfach farblos, was Brücke aus der ausserordentlichen Kleinheit und Dünnhcit der Flittern erklärt. H. Müller ist hierin glücklicher gewesen. Bei Untersuchung im durchfallenden Licht sah er mitunter Färbungen auftreten, welche den bei auffallendem Licht erhaltenen complementär waren.

Unter den bis jetzt betrachteten Schichten der Haut treten dann gröbere Bindegewebs- und Muskelfaserzüge, sowie grössere Gefäss- und Nervenstämme auf, durch welche die Haut der Cephalopoden an die unterliegenden Muskelmassen, jedoch sehr verschiebbar und beweglich, angeheftet ist.

II. Gehörorgan.

Das Gehörorgan stellt innerhalb des Molluskentypus eine besondere Form des Principis der Neuroepithelien dar. Die Nervenendzellen sind hier zur Vermittelung einer ganz spezifischen Sensation differenzirt, welche auch dem Typus der Wirbelthiere zukommt, und hier wie dort geschieht die Umsetzung der Schallwellen in die Nerventhätigkeit durch dasselbe Medium, den Otolithen.

Gehörorgan der Gasteropoden.

Das Gehörorgan ist von mir an einer ziemlich grossen Reihe von Species untersucht worden (*Neritina fluviatilis*, *Paludina tentaculata*, *Succinea amphibia*, *Ancylus lacustris*, *Bulla*, *Pleurobranchus*, *Aplysia*), am genauesten an *Neritina* (Fig. 45) und *Succinea* (Fig. 46).

Da dasselbe jedoch bei allen Species die gleiche wesentliche Zusammensetzung zeigt, so halte ich eine gesonderte Beschreibung der einzelnen Formen für nicht nothwendig und werde die besonderen Eigenthümlichkeiten der einzelnen Species nebenbei erwähnen.

Das Gehörorgan stellt bei allen Gasteropoden eine mit einem Epithel ausgekleidete rundliche Blase dar, welche nach aussen durch eine Schicht eines sehr straffen dem Epithel zur Grundlage dienenden fibrillären Bindegewebes, wie es sonst innerhalb des Molluskentypus zu den Seltenheiten gehört, begränzt wird. Die Höhlung der Gehörblase ist meist rundlich, bei *Succinea* rundlich polygonal. In der Mitte des mit Flüssigkeit angefüllten Hohlraumes sind die Otolithen suspendirt. Bei *Paludina* ist nur ein einziger grosser rundlich scheibenförmiger, ganz regelmässig gestalteter Otolith vorhanden, der die meiste Aehnlichkeit — abgesehen von der Grösse — mit dem Otolithen der Heteropoden zeigt, den wir noch besprechen werden. Sonst ist in allen anderen untersuchten Species eine Mehrzahl von Otolithen vorhanden. Dieselben sind dann entweder linsenförmig und zeigen alle ein und dieselbe regelmässige Form — so bei *Succinea*, *Ancylus* und allen untersuchten Opisthobranchiern — oder sie bilden eine Anhäufung, — dies ist allein bei *Neritina* der Fall — unregelmässig gestalteter grösserer und kleinerer Concretionen, in welcher auch bei schon ganz ausgewachsenen Exemplaren gewöhnlich ein etwas grösserer runder, scharfgezeichneter heller Ring — nach Claparède's Forschungen der embryonale einfache Otolith — hervorsieht. Im lebenden Organ sind die einfachen, wie die zusammengesetzten Otolithen stets in einer eigenthümlich zitternden Bewegung begriffen.

Das Epithel der Hörblase unterliegt je nach der Species zahlreichen Verschiedenheiten. Bei *Neritina* kleidet eine grosse Anzahl hoher schmaler Cylinder-Zellen die Gehörblase aus. Der Kern derselben liegt am Grunde der Zelle. Nach der freien Fläche zu zeigen alle einen scharfen aber schmalen Conturo, auf welchem eine sehr grosse Anzahl sehr feiner und kurzer wimpernder Haare steht. Nach dem Lumen der Hörblase zu sind kleine grünliche Körner in das Protoplasma der Cylinderzellen eingelagert. Bei *Succinea* besteht die Wand der Gehörblase aus einigen wenigen, wirklich ganz kolossalen grosskernigen Zellen, in deren Protoplasma ebenfalls einige grünliche glänzende Pigmentkörner oder feine Fetttropfchen eingesprengt sind. Nach der freien Fläche zu zeigen die Epithelien einen doppelten

Contour und auf demselben gleichfalls zahlreiche feine kurze wimpernde Haare. Aehnlich wie bei *Succinea* ist das Epithel der untersuchten Opisthobranchier gebildet; nur sind hier die Contouren zwischen den einzelnen Zellen viel undeutlicher und die Zellen selbst auch etwas niedriger. In einzelnen Species sind die wimpernden Haare von einer so enormen Feinheit, dass über ihr Vorhandensein selbst noch bei Vergrösserungen, wie Hartnack VIII, 2, Zweifel sein kann.

Ich stehe nicht an, diese im Gehörorgan der Gasteropoden so durchgängig verbreiteten, mit kurzen feinen Wimperhaaren besetzten Epithelien als die Sinneszellen zu betrachten, obwohl für den Zusammenhang derselben mit Nervenfasern keine einzige positive Beobachtung vorliegt. Zuerst glaubte ich dieselben in der That als indifferente Wimperepithelien betrachten zu müssen, und suchte zwischen denselben versteckt die wahren Endgebilde des Hörnerven. Ich bin von dieser Ansicht jetzt zurückgekommen und glaube mich mit Sicherheit wenigstens an *Bulla*, *Succinea* und *Neritina* überzeugt zu haben, dass ausser diesen Zellen keine anderen zelligen Gebilde in der Gehörblase vorkommen.

Adolf Schmidt ¹⁾ hat an *Helix*, *Limax* und *Physa* einen von der Höhle des Gehörorgans ausgehenden hohlen Canal aufgefunden. und ist es ihm bei *Physa* sogar gelungen, denselben bis auf die äussere Hautoberfläche zu verfolgen. Claparède hat denselben gleichzeitig an den Gehörorganen von *Neritina* und *Pomatias* entdeckt. Ich habe ihn an *Neritina*, welche für den Nachweis desselben entschieden als das günstigste Object anzusehen ist, genauer studirt und auch an *Succinea* und *Bulla* denselben nachgewiesen, so dass die Annahme hohe Wahrscheinlichkeit für sich hat, dass dieser Canal ein allen Gasteropoden zukommendes typisches Gebilde darstellt. Ob bei *Neritina* und *Succinea* die denselben auskleidenden Epithelien Flimmerhaare tragen oder nicht, konnte ich nicht entscheiden. Bei *Succinea* und auch bei *Neritina* verräth er sein Vorhandensein gewöhnlich auch noch dadurch, dass er einige vereinzelte Otolithen enthält, — vielleicht ein Fingerzeig zur Aufklärung der noch so völlig dunkeln Herkunft und Entwicklungsgeschichte der Otolithen.

Gehörorgan der Pteropoden.

Die einzigen lebenden Pteropoden, welche uns während unseres Aufenthalts in Nizza vorkamen, waren vier Exemplare der zierlichen

1) Zeitschrift für die gesammten Naturwissenschaften Bd. VIII, 1856.

Cleodora cuspidata — von den Fischern sehr bezeichnend *Mouches de la mer* genannt. Ich benutzte dieselben vor allem zum genaueren Studium des Gehörorgans. Dasselbe schliesst sich eng an das der Opisthobranchier an. Die Wand besteht aus grossen Zellen mit grossen Kernen und einigermaassen undeutlichen Contouren. Im Innern der Zellen befinden sich Anhäufungen rostbrauner Pigmentkörnchen. Auf dem freien Saum der Zellen stehen dieselben Wimperhaare, hier jedoch von einer so enormen Feinheit, dass erst die Anwendung von Hartnack's Linse XV à l'immersion ihr Vorhandensein ganz sicher stellte. Bei der Durchmusterung mittelst dieser Linse habe ich mich sicher davon überzeugt, dass zwischen diesen Zellen anders beschaffene zellige Gebilde nicht vorkommen. Auf das Vorhandensein des bei den Gasteropoden nachgewiesenen Kanals habe ich bei der Untersuchung leider nicht geachtet, und ist mir daher derselbe wahrscheinlich entgangen. Die Otolithen stellen eine ausserordentliche Masse regelmässiger Krystalle dar, genau von derselben linsenartigen Form wie bei den Opisthobranchiern und Succinea.

Gehörorgan der Heteropoden.

Das höchst interessante Gehörorgan der Heteropoden wurde zuerst von Souleyet entdeckt und als solches gedeutet. Nach ihm hat Krohn dasselbe genauer untersucht. Doch datirt unsere histiologische Kenntniss desselben erst von jener kleinen von uns schon einmal citirten für die Histiologie der Heteropoden Bahn brechenden Arbeit Leydig's ¹⁾. Den von Leydig gewonnenen Resultaten haben die späteren Untersucher Leuckart, Gegenbaur und Keferstein Nichts wesentlich neues hinzuzufügen vermocht.

Ich habe das Gehörorgan sowohl am *Carinaria* wie am *Pterotrachea coronata* und *mutica* sehr eingehend untersucht. Bei allen 3 Species zeigt dasselbe eine genau übereinstimmende Structur. Hinter jedem Auge liegt bei den Heteropoden ein schon mit blossen Auge sichtbares, sehr glänzendes etwa 0,1 grossen Bläschen, welches durch einen langen Gehörnerven mit dem Centralorgan in Verbindung steht. Dasselbe stellt eine fast mathematisch richtige Kugel dar, und erscheint im Querschnitt daher stets als Kreis. (Fig. 47.) In der Mitte befindet sich ein einziger, runder grosser Otolith, dessen Durchmesser fast genau halb so gross ist wie der Durchmesser des

1) Zeitschrift f. wiss. Zoologie III, 325.

ganzen Gehörbläschens. Derselbe besitzt eine gelbliche Farbe und zeigt einen ganz regelmässigen sowohl concentrisch geschichteten wie radiös streifigen Bau. Dicht um den Mittelpunkt verlaufen stets in geringen Abständen 2 — 3 stärker markirte concentrische Ringe.

Die Wand des Gehörbläschens zeigt bei Untersuchung im frischen Zustande Andeutungen einer Zusammensetzung aus Epithelien, Kerne und an einzelnen Stellen mehr oder minder deutliche Zellcontouren. Was aber vor allem auffällt, sind in der Wand der Gehörblase vorkommende etwas, aber lange nicht so stark wie Leydig angiebt, in das Lumen derselben papillenartig hineinragende scharf begränzte glänzende runde körnige Massen, eigenthümliche Polster, von denen aus ein Bündel von etwa 10 — 15 starken, glänzenden starren Borstenhaaren entspringt. Die Länge derselben ist gleich dem halben Radius des Gehörbläschens, sodass dieselben senkrecht auf der Wand der Gehörblase stehend, den Otolithen, dessen Radius gleichfalls halb so lang ist wie der der Blase, berühren können. Die Borstenhaare selbst sind starr und gerade, in ihrer unteren Hälfte von ziemlich beträchtlicher Dicke, nach dem freien Ende zu jedoch sehr verdünnt. Von Leydig an bezeichnen alle Autoren diese Haare als Wimpern oder Cilien, eine Bezeichnung, die ich gänzlich verbannt wissen möchte, da, wie sowohl die Erforschung der feineren Anatomie derselben als auch eine genaue Beobachtung der Bewegungserscheinungen im Leben lehrt, dieselben von den gewöhnlich als Cilien oder Wimpern bezeichneten Gebilden etwas durchaus verschiedenes darstellen.

Ich stehe nicht an, die Beobachtung dieser Bewegungserscheinungen für eine der merkwürdigsten und interessantesten Schauspiele, welche man durch das Ocular eines Mikroskops sehen kann, zu erklären. Ich habe verhältnissmässig viele Zeit und Mühe auf das Studium dieses in seiner Art einzigen Phänomens verwandt und wurde nicht müde dasselbe an Dutzenden von frischen Gehörorganen immer und immer wieder zu beobachten. Die mir von Max Schultze angegebene Untersuchungsmethode bestand darin, aus dem Kopfe des lebenden, vollkommen frisch und munter sich bewegenden Thieres, — am liebsten wurde die kleine *Pterotrachea mutica* hierzu gewählt — mit 2 parallelen Schnitten eines Rasirmessers eine etwa $\frac{1}{4}$ ''' dicke grössere Scheibe herauszuschneiden, welche nicht nur die Gehörorgane sondern auch das ganze deutlich durch das glashelle Bindegewebe hindurchschimmernde Centralnervensystem, beide in situ und

noch ganz in das umgebende Gewebe eingehüllt, enthielt, und dieselbe ohne Deckglas unter Zusatz einiger Tropfen des von der Schnittfläche reichlich abfliessenden Serums bei der Vergrösserung von Hartnack VII, 3, zu untersuchen.

Für gewöhnlich liegen die Bündel der Borsthaare hart der Wand der Gehörblase an, so wie ich es bei a von einem Bündel gezeichnet habe. Fast der ganze Raum zwischen Wand und Otolith ist frei. Der Otolith liegt genau in der Mitte und scheint zu ruhen. Auch verändert er seine Lage und sein Verhältniss zu den Wänden der Gehörblase in der That nicht, und nur bei ganz aufmerksamer Untersuchung nimmt man wahr, dass derselbe sich continuirlich in einer nicht sehr schnellen rotirenden Bewegung befindet, sich fortwährend langsam und wenig zitternd um seine mit der Axe des Mikroskops parallele Axe dreht.

Dieses Bild und dieser Zustand, den ich als den Zustand der Ruhe bezeichnen will, bleibt jedoch nicht lange derselbe. Stets tritt nach einigen Secunden eine merkwürdige Veränderung ein. Wie mit einem Schlage fährt in sämmtliche an der Wand gelegene Borstenbündel eine plötzliche Bewegung, wie auf ein Commandowort richten sich sämmtliche Büschel starr auf. Bis vor Kurzem ruhend und bewegungslos erheben sich gleichzeitig alle Büschel blitzschnell von der Wand und haben im Nu die bei b gezeichnete Stellung eingenommen. Sie stehen jetzt alle aufrecht auf der Wand der Gehörblase und ihre äussersten Spitzen scheinen fast den Otolithen zu berühren. Die Haare selbst zeigen dabei keinerlei active Bewegung, sie bleiben starr und nur das mitunter peitschenförmig verdünnte freie Ende scheint bei diesem Vorgange etwas zu schwingen. Doch ist dies sicher mehr eine passive wie active Bewegung. So blitzschnell dieses Aufrichten der Haare vor sich geht, so machen die Haare bei dieser Bewegung selbst doch ganz entschieden den Eindruck des Bewegten, nicht des Bewegenden. Letzteres scheint vielmehr von dem körnigen Polster, auf dem die Haare stehen, auszugehen und dort seinen Sitz zu haben. Die Bewegung macht ganz den Eindruck, als wenn die Haare mit dem Polster durch ein bewegliches Gelenk oder Charnier, welches Excursionen von gerade 90 Graden gestattet, verbunden wären, in welchem Falle die bewegende Kraft von dem bewegten Theile aus nicht diesseits sondern jenseits des Gelenks zu suchen ist.

Nachdem die Borstenbündel 2 — 3 Secunden in dieser auf-

rechten Stellung verharret, kehren sie ebenso plötzlich in den ersten Zustand, den wir den Zustand der Ruhe genannt haben, zurück, um nach Verlauf einiger Secunden dieselbe Bewegungsweise wieder durchzumachen.

So lange das Präparat noch ganz frisch ist, wiederholen sich diese Erscheinungen in derselben regelmässigen Reihenfolge; der Zustand der Ruhe dauert gewöhnlich 4 — 5 Secunden. Fast ausnahmslos zeigen die einzelnen Büschel eine ganz einheitliche Bewegung. Die Zusammengehörigkeit aller zu einem Bündel vereinigten Haare bleibt stets sowohl im Zustande der Ruhe wie in der aufrechten Stellung gewahrt. Erst später — und glaube ich daher diese Erscheinungen als Absterbungsphänomen deuten zu müssen — theilen sich die Bündel in — gewöhnlich zwei — kleinere Büschel. Sowohl im Zustand der Ruhe wie in der aufrechten Stellung, scheinen von einem Polster zwei selbstständige Büschel auszugehen, deren Bewegungen allerdings noch gleichzeitig, aber nach verschiedenen Richtungen hin erfolgen. Diese Bilder — wie bei c — sind die häufigsten, welche man zu sehen bekommt. Sie finden sich in allen bereits abgestorbenen oder absterbenden isolirt untersuchten Gehörorganen, während sie zwar auch schon in ganz frischen nach der oben erwähnten Methode untersuchten Gehörblasen jedoch nur sehr selten vorkommen.

So weit die Bewegungserscheinungen.

Wenden wir uns jetzt dazu, die histiologische Zusammensetzung der Gehörkapsel näher festzustellen. Die Untersuchung im frischen Zustande ergiebt hier nur ganz ungenügende Resultate. Um die Structur der Gehörblase aufzuklären, muss man nothwendig zu Reagentien greifen und da habe ich von zweien eine ganz besonders gute Wirkung erprobt, von der Osmiumsäure und dem Kali bichromicum.

Untersucht man eine etwa zwei Stunden in einprocentiger Ueberosmiumsäure gelegene Gehörkapsel, so sieht man ganz deutlich die Contouren eines niedrigen kernhaltigen Epithels, welches etwa $\frac{5}{6}$ der inneren Oberfläche der Hohlkugel, welche die Gehörblase darstellt, überkleidet. Das übrige Sechstel besitzt ebenfalls einen Epithelialüberzug, dessen eigenthümliches Verhalten erst später beschrieben werden soll. Von dem den bei weitem grössten Theil der Gehörkapsel auskleidenden Epithel gibt Fig. 48 ein treues Bild. Die Contouren der einzelnen Epithelzellen sind gerade hier ganz ausserordentlich deutlich, wie sie sonst nur selten erscheinen. Doch wird

man auch an allen Stellen einer mit Osmium behandelten Gehörkapsel über das wirkliche Vorhandensein von Epithelzellen und die Natur derselben nie in Zweifel sein können. Diese gewöhnlichen Epithelzellen erscheinen ganz indifferent und haben Nichts besonderes, was uns veranlassen könnte, dieselben als Sinneszellen zu deuten. Dagegen kommen zwischen diesen Epithelien sehr merkwürdige Zellen vor, echte Neuroepithelien, die einzigen, an denen es mir überhaupt gelungen ist, den directen Zusammenhang mit Nervenfasern — nicht etwa an Isolationspräparaten sondern in situ — zu demonstrieren. Dieselben (Fig. 49) sind ebenfalls platt aber um vieles grösser wie die niedrigen und kleinen Epithelzellen. Sie sind sternförmig, von dem ziemlich mächtigen Zellenleibe gehen durch allmähliche Verschmälerung 5 — 6 stumpfe Fortsätze ab, welche wie ich mit Sicherheit sagen zu dürfen glaube, ohne weitere Verbindungen einzugehen, frei zugespitzt aufhören. Stets ist jedoch einer dieser Fortsätze durch ein besonderes Verhalten — wie der Axencylinderfortsatz einer Ganglienzelle gegenüber den anderen Fortsätzen — vor den übrigen ausgezeichnet. Entweder ganz scharf abgesetzt vom Zellenleibe oder aus der allmählichen Verschmälerung eines wie es scheint gewöhnlichen Fortsatzes geht eine äusserst feine dunkle glänzende fast variköse gerade Faser hervor, deren directen Ursprung aus den Hörnerven, wie ich später zeigen werde, mit Sicherheit nachzuweisen gelang. Das Protoplasma dieser Zellen ist sehr blass und feinkörnig, stets besitzen sie einen ovalen Kern mit mehreren Kernkörperchen. Neben dem Kern findet sich stets eine runde dunkle körnige Masse, das schon erwähnte »Polster«, von welchem das Büschel der Borstenhaare, welche also echte Hörhaare darstellen, ausgeht. Derartige sternförmige Nervenzellen sind an grossen Exemplaren von *Carinaria* und *Pterotrachea coronata* bis zu 24 vorhanden. In den Gehörbläschen der kleinen *Pterotrachea mutica* zählte ich bis 15.

Zu der Gehörblase tritt ein sehr langer Gehörnerv. Derselbe ist, wie die Nerven der Mollusken überhaupt, ein fibrillärer Strang. Es ist mir wahrscheinlich, dass eine eigene bindegewebige Umhüllung, eine Art Schwann'scher Scheide denselben einschliesst, dass eine Schicht Bindegewebes mit endothelialem Character zwischen der Nervenmasse und dem dieselbe umgebenden gallertigen Bindegewebe liegt. Einige Male glaube ich an den Nerven-Kerne wahrgenommen zu haben.

Mit der Gehörblase tritt derselbe auf folgende Weise in Ver-

bindung. Ehe er an dieselbe herantritt, bildet er stets eine Einschnürung, nie eine ganglionäre Anschwellung (Keferstein). Er tritt an der Stelle, wo er sich an die Hörblase inserirt, bis dicht unter das Epithel. Hier löst sich der Nerv in seine letzten und feinsten Fibrillen auf, welche von diesem Punkte aus, wie an einem Globus vom Pol aus die Meridiane, alle in einer Richtung über die ganze Wand der Gehörblase ausstrahlen. Diese letzten und feinsten eigenthümlich dunkel glänzenden Fibrillen sind es eben, welche sich mit den sternförmigen Polsterzellen, wie ich einige Male an Osmiumpräparaten mit ausserordentlicher Evidenz zu sehen Gelegenheit hatte, in Verbindung setzen.

Bekanntlich ist es eine noch nicht ganz mit wünschenswerther Sicherheit entschiedene Frage, in welchem Verhältniss der Kern der nervösen Zellen zu den von denselben abgehenden Nervenfasern steht. Es dürften diese Polsterzellen vielleicht einen, wenn auch nur geringfügigen Beitrag zur Beleuchtung dieser Frage abgeben. Verbindungen der eintretenden nervösen Faser mit dem Kern habe ich nie gesehen und ebenso fehlen Verbindungen von dem Kern nach dem eigentlichen Ort der specifischen Zellenthätigkeit, nach dem körnigen Polster, auf welchem die Borstenhaare stehen. Oft liegt dieses Polster gerade zwischen der Eintrittsstelle der Nervenfasern und dem Zellkern.

Fast noch besser, wie an Osmiumpräparaten, lassen sich diese Verhältnisse an Gehörorganen, welche 24 Stunden in Kali bichromicum von 1% gelegen haben, nachweisen. Der Otolith ist dann aufgelöst und die Zellcontouren, sowie die Auflösung der Nerven in seine letzten und feinsten Fibrillen an der Eintrittsstelle treten dann ganz vortrefflich hervor. Die Angaben der Autoren von einem Auflösen der Nerven in eine feinpulverige Substanz sind positiv unrichtig. Es kann allerdings bei diesem so höchst zarten Object die Untersuchung im frischen Zustande allein nie zum Ziele führen. Dagegen muss ich mich mit den Angaben meiner Vorgänger in Bezug auf die bindegewebige Grundlage der Gehörblase, welche dieselben alle als eine Fortsetzung der Scheide des Nerven auffassen, einverstanden erklären. Mit dem umgebenden gallertigen Bindegewebe geht die Gehörblase keinen irgendwie innigen Zusammenhang und keine Beziehungen ein, lässt sich vielmehr ganz glatt aus demselben herauslösen und isoliren. Auch treten nach der Behandlung mit Kali bichromicum auf der äusseren Wand der Gehörblase Falten, Kerne und Fasern hervor, welche weder zu den Epithelien, noch zu

der Verästelung des Nerven gehören, also wohl am besten einer Ausbreitung der Nervenscheide zuzuschreiben sind.

Ein Theil der Gekörblase, etwa $\frac{1}{6}$ der Oberfläche und zwar gerade die Gegend um den der Eintrittsstelle des Hörnerven entgegengesetzten Pol d trägt statt des niedrigen Plattenepithels mit eingestreuten sternförmigen Zellen ein Cylinderepithel, welches an dem Rande dieser umschriebenen runden Stelle durch Vermittlungsformen in das gewöhnliche niedere Plattenepithel übergeht, ganz wie im Ei der verdickte Fruchthof in die gewöhnliche Wand der Keimblase. Wie ich mich mit Gewissheit überzeugt zu haben glaube, ist das Cylinderepithel kein Wimperepithel. Die Cylinderzellen sind sehr leicht veränderlich; im frischen Zustande sind wegen der dichten Anhäufung die einzelnen Epithelien schwer zu erkennen und durch die Behandlung mit Reagentien erscheinen sie sehr leicht desorganisirt und geschrumpft. In einzelnen Fällen glaube ich grössere steifere Haare auf der Oberfläche einzelner derselben wahrgenommen zu haben; leider habe ich damals versäumt das Präparat zu zeichnen. Wimperung habe ich auf der freien Fläche im Leben nie beobachten können.

Diese Stelle halte ich ganz entschieden für eine zweite in derselben Gehörblase neben der ersterwähnten in den Polsterzellen vorhandene Art der Nervenendigung, eine Crista oder Macula acustica. Die dem objectiven Thatbestand entnommenen Anhaltspunkte dafür sind leider, wie wir gesehen haben, nur dürftig. Dagegen ist es noch ein anderer Umstand, der mir sehr gewichtig dafür zu sprechen scheint. Die Anzahl der Fibrillen, welche von der Eintrittsstelle des Nerven dem gegenüberliegenden Pole zustreben, ist eine sehr grosse und übertrifft um vieles die Zahl der sternförmigen Nervenzellen, mit denen sich stets nur eine einzige Fibrille in Verbindung setzt. Ja sogar noch auf der Fläche der kugeligen Gehörblase kommen nicht seltene dichotomische Theilungen der Nervenfibrillen vor, und die Anzahl der nervösen Fasern, welche noch nicht in den sternförmigen Polsterzellen ihr Ende gefunden haben, ist dicht beim Beginn der Macula acustica noch eine sehr grosse. Diese Nervenfasern postuliren Endgebilde und als solche können nur die Cylinderepithelien dienen.

In den Classen der Gasteropoden und der Cephalopoden sind Canäle nachgewiesen, welche die Verbindung zwischen dem Cavum der Gehörblase und der Aussenwelt herstellen. Im Gehörorgan der

Heteropoden habe ich dergleichen nie gesehen, wage aber trotzdem das Vorhandensein derselben nicht mit voller Bestimmtheit zu leugnen. Denn ich hatte, während ich diese Untersuchungen am Mittelmeer anstellte, diesen Gesichtspunct noch nicht gewonnen und es wäre zwar auffällig, aber keineswegs unmöglich, wenn mir ein Verbindungscanal, eben weil ich nicht danach suchte, entgangen wäre.

Gehörorgan der Cephalopoden.

Das Gehörorgan der Cephalopoden hat verhältnissmässig erst in der allerneuesten Zeit ein eingehenderes Studium erfahren. Owsjannikow und Kowalevsky¹⁾ haben demselben eine ganz treffliche Untersuchung gewidmet, zu deren Resultaten ich nur wenig hinzuzufügen vermag. In den beiden Hauptclassen der der Forschung zunächst zugänglichen Dibranchiaten, den Octopoden und den Decapoden, zeigt sich in Bezug auf die Anatomie dieses Organs ein ganz durchgreifender Unterschied, der eine besondere Behandlung desselben für diese beiden Classen gebietet. Doch gehen die Differenzen nicht so weit, dass nicht jede im Gehörorgan der Octopoden vorhandene wichtige Eigenthümlichkeit auch in der Classe der Decapoden ihre homologe Vertretung findet. Beiden Classen gemeinsam ist der Sitz und die Lage dieses Organs. In der Masse des Kopfkorpels liegen bei *Octopus* sowohl wie bei *Sepia* bilateral symmetrisch zwei durch eine nur sehr schmale Scheidewand getrennte Höhlungen, welche durch einen Gang höchstwahrscheinlich in offener Verbindung mit der Aussenwelt stehen. Nach Kölliker²⁾, dem Entdecker desselben, ist derselbe von den beiden russischen Forschern sowohl wie von mir gesehen und von der Höhlung, dem Sitz des Gehörorgans aus eine Strecke weit verfolgt worden. Die äussere Mündung dieses Canals aufzufinden ist jedoch bis jetzt noch Niemand gelungen.

Bei den Octopoden — ich untersuchte sowohl *Octopus macropus* wie *vulgaris* — ist die bei grossen Exemplaren den Durchmesser einer kleinen Erbse erreichende Höhlung, in welcher die Endigungen des Hörnerven liegen, einfach kugelig. Die knorpeligen Wandungen sind völlig glatt und zeigen keine weiteren Vorsprünge

1) Ueber das Centralnervensystem und das Gehörorgan der Cephalopoden. Mémoires de l'Académie Imperiale de St. Petersburg VII. Serie Tome XI. Nr. 3. 1867.

2) Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden 1844, p. 105.

und Unregelmässigkeiten. Die Höhlung ist mit Flüssigkeit angefüllt. Schneidet man sie an, so scheint in derselben ein feines Häutchen zu flottiren, an welchem der weisse Otolith befestigt zu sein scheint. Mit einer feinen Pincette herausgeholt, erweist sich dies feine Häutchen als eine geschlossene in der Knorpelhöhle flottirende Blase, welche nur durch sehr lockere Verbindungen, einige zarte aus dem gefässhaltigen Knorpel stammende Gefässe, den Hörnerven, der aus dem unteren Schlundganglion stammt, die an dieser Stelle gerade sehr dünne knorpelige Scheidewand zwischen Höhle des Centralorgans und Gehörorgans durchbohrt und weiter an das feine Bläschen geht, und endlich durch einen feinen flimmernden Canal, welcher ebenfalls den Knorpelschädel durchbohrt, um wahrscheinlich auf der Hautoberfläche auszumünden, an die knorpelige Wand der Höhlung befestigt ist.

Von grossem Vorthail für die Untersuchung war es mir, die aus dem absolut frischen Thier — diese Nervenendigungen sind ganz besonders zart und vertragen nicht die geringste Maceration — entnommene feine Blase auf höchstens eine halbe Stunde in Osmium von etwa $\frac{1}{4}\%$ zu legen und dann erst mit der Untersuchung fortzufahren.

Nach dieser Behandlung sieht man deutlich, wie die ganze Blase von einem reichlichen aber feinen Capillarnetz umsponnen ist. Die eigentliche bindegewebige Grundlage ist sehr zart, es sind nur spärliche Bindegewebsfasern und Zellenreste vorhanden. Die Innenwand der Blase ist mit einem sehr feinen und zarten niedrigen einschichtigen Plattenepithel ausgekleidet.

Vier Stellen erscheinen in der Wand der Hörblase, denn wir haben in der That in diesem Bläschen die letzten Ausbreitungen des Hörnerven vor uns, besonders ausgezeichnet, mehr noch wie im frischen Zustande an den Präparaten, welche kurze Zeit mit Osmium behandelt worden waren. Zwei derselben sind nervös, die Endorgane des Acusticus, während die beiden andern mit der Ausbreitung des Hörnerven nichts zu schaffen haben. In Bezug auf die Topographie und gegenseitige Lage dieser Stellen verweise ich auf Owsjannikow und Kowalevsky, die derselben eine erschöpfende Darstellung gewidmet haben.

Wenden wir uns zuerst zur Betrachtung der Endausbreitungen des Hörnerven. Es sind in dem Gehörbläschen der Cephalopoden zwei verschiedene Endorgane vorhanden. Der Nervus acusticus tritt

an die Wand des Gehörbläschens heran und zerfällt in zwei Aeste, den *N. laminae acusticae* und den *N. cristae acusticae*, von denen der erste in der Gehörplatte, der zweite in der Gehörleiste endigt.

Die Gehörplatte oder Gehörscheibe hat eine fast genaue elliptische Form. Sie stellt eine umschriebene Stelle in der Wand des Gehörbläschens dar, deren Epithel sich scharf gegen das zarte und niedrige die übrige Wand der Blase auskleidende Epithel absetzt. Durch Zerzupfen mit feinen Nadeln unter dem einfachen Mikroskop lässt sich dieselbe sehr leicht aus der Wand der Gehörblase isoliren. Fig. 50 stellt ein derartiges Isolationspräparat bei schwacher Vergrösserung gesehen dar. Dasselbe ist nicht von der freien, sondern von der unteren Fläche gesehen und man sieht sehr schön die epitheliale Zusammensetzung derselben sowie die Auflösung des *N. laminae acusticae* in seinen feinsten Fibrillen, welche sich in die Substanz der Hörscheibe verlieren. Ein auf der unteren Fläche ausserdem noch vorhandenes sehr reiches Capillarnetz nebst spärlicher bindegewebiger Grundsubstanz ist nicht gezeichnet, um die Verhältnisse der Nervenausbreitung nicht zu verwirren. Das Epithel der Hörscheibe kann nur bei ganz starker Vergrösserung studirt werden. Die ganze Scheibe ist aus ziemlich hohen Cylinderepithelien zusammengesetzt, deren sich hier zwei verschiedene Formen vorfinden. Die erstere, von geringerem Durchmesser, stellt durch nichts besonderes ausgezeichnete einkernige Cylinderepithelien dar. Die zweite Form zeigt zwar dieselbe Höhe, jedoch einen Breiten-durchmesser, welcher den der ersten Art um das Mehrfache übertrifft. Von der Fläche gesehen, erscheint das Mosaik der Zellen in den mehr peripheren Theilen der Scheibe so wie Fig. 51 es zeigt. Je näher man der Mitte der Gehörplatte kommt, desto mehr nehmen die grossen Zellen überhand und die kleinere Form tritt sehr zurück, so dass das Centrum fast ganz aus den grossen Zellen zusammengesetzt erscheint. Profilansichten dieser Zellen verschafft man sich am besten, indem man eine ganz frische isolirte Gehörscheibe in Humor aqueus des Cephalopodenauges zerzupft (Fig. 52). Der der freien Fläche zugekehrte Saum ist doppelt contourirt und ziemlich stark glänzend; er trägt auf der freien Fläche eine sehr grosse Anzahl sehr feiner und kurzer Haare, an denen ich jedoch nie, ebenso wenig wie die beiden russischen Forscher, Wimperung beobachten konnte. Der Kern dieser Zellen ist gross und liegt ziemlich weit von dem freien Saume entfernt. Das Protoplasma ist

grobkörnig und sehr vergänglich. Die Zellen zerfliessen bei der gelindesten Maceration. Von der freien Fläche geht bis zum Kern herunter eine sehr charakteristisch aussehende parallele Streifung des Zellprotoplasma, welches hier wie in Körnerreihen angeordnet erscheint. O. und K. deuten diese Streifung als die von echten Flimmerepithelien bekannte Fortsetzung der Wimperhaare in das Zellprotoplasma, — wie mir scheint, mit Unrecht, da die Anzahl der feinen Härchen die der Protoplasmastreifen um das mehrfache übersteigt.

Ueber das centrale nach der Nervenverästelung zu gelegene Ende der Zellen und das Verhältniss der Zellen zu den Nervenfasern haben meine Untersuchungen Thatsächliches nicht ergeben. O. und K. haben den Zusammenhang derselben mit Nervenfasern direct beobachtet. Mir ist dies bei der Untersuchung im ganz frischen Zustande und bei Behandlung mit Osmium nicht gelungen. Vielleicht dass O. und K. ihre Resultate der Anwendung der bekannten dünnen Chromsäure-Lösungen verdanken, deren ich mich nicht bediente. Ich habe bei der hohen Vergänglichkeit des Protoplasma dieser Zellen kaum deutliche Bilder von dem basalen Ende derselben erhalten. Trotzdem stehe ich nicht an, mich ganz der Ansicht von O. und K., welche diese Zellen für die nervösen Endgebilde des *N. acusticus* halten, anzuschliessen. Ihr ausschliessliches Vorhandensein in der Mitte der Gehörscheibe, die so völlig indifferente und uncharakteristische Beschaffenheit der kleineren nach dem Rande der Scheibe zu häufiger werdenden Zellen, machen auch mir, selbst wenn die directe Beobachtung der beiden russischen Forscher nicht vorläge, die Deutung derselben als der alleinigen Endgebilde des Hörnerven sehr wahrscheinlich.

Auf der Hörscheibe sitzt der schon mit blossem Auge sichtbare weisse Otolith. Derselbe stellt einen schiefen Kegel mit etwas gebogener Spitze dar. Die ovale Basis sitzt auf der Gehörscheibe auf und deckt dieselbe völlig. Obwohl er bei allen untersuchten Individuen stets die gleiche Form zeigt, stellt er doch keine einheitliche Krystallbildung, sondern nur ein mehr oder weniger lokkeres Aggregat einer Anzahl ausserordentlich kleiner prismatischer Krystalle dar, von denen eine ganze Schichte beim Entfernen des Otolithen auf der Gehörscheibe zurückbleibt.

Das zweite in der Hörblase der Octopoden enthaltene Nervenorgan ist die von O. und K. so genannte Hörleiste (*crista acustica*).

Der Name ist sehr passend gewählt: durch eine ziemlich lange Strecke zieht sich auf der inneren Oberfläche der Gehörblase eine aus physiologisch und morphologisch differenzirten ziemlich hohen Cylinderepithelien bestehende Leiste hin, welche zu beiden Seiten sich wie ein Dach von der Firste allmählig abflacht und in das gewöhnliche niedrige die Wand der Gehörblase auskleidende Plattenepithel übergeht. Von oben gesehen (Fig. 53) imponiren besonders die in der Mitte gelegenen grossen regelmässig in zwei Längsreihen angeordneten Zellen. Zu beiden Seiten der First der Crista vermitteln kleinere Zellen den Uebergang in das gewöhnliche Plattenepithel der Hörblase. In den Zellen erscheinen, von oben gesehen, besonders nach Behandlung mit Osmium ziemlich zahlreiche höchst eigenthümliche Punkte, zu gross, um als Protoplasmakörnchen gedeutet zu werden. Wie man sich an Durchschnitsansichten (Fig. 54) leicht überzeugt, rühren dieselben von einer ganz gleichen Differenzirung des Zellprotoplasma her, wie wir sie in den grossen Cylinderzellen der Gehörscheibe kennen lernten. Sie sind der Ausdruck gröberer das Protoplasma durchsetzender Parallelstreifen, welche von oben herab gesehen natürlich punktförmig erscheinen müssen. Auch die feinen zahlreichen auf dem glänzenden freien Saum der Cylinderzellen stehenden Haare, an denen ich ebensowenig wie an der Hörscheibe eine Flimmerung wahrzunehmen vermochte, fehlen hier nicht. Ausser den grossen die Mitte der Crista bildenden in zwei Reihen angeordneten Zellen zeigen auch noch die nächsten zu beiden Seiten derselben angeordneten Zellen eine gleiche Beschaffenheit, wenn sie auch kleiner und niedriger sind, wie die mittelsten. Erst gegen den Fuss der Hörleiste hin hören die Härchen tragenden Cylinderzellen auf und gewöhnliche allmählig niedrig werdende Cylinderepithelien treten an ihre Stelle. Der als *N. cristae acusticae* bezeichnete Nerv verläuft auf der Aussenseite der Hörblase parallel mit der Axe der Crista. In Bezug auf die letzte Endigung bin ich hier ebenso wenig glücklich gewesen wie an der Hörscheibe.

Ausser diesen beiden nervösen Endapparaten fallen innerhalb des Hörbläschens noch zwei Organe auf: der flimmernde Kanal und die von O. und K. so genannte bindegewebige Wulst. Ersteres besitzt ein sehr feines Lumen und besteht aus sehr hohen und zarten mit sehr langen und sehr lebhaft schwingenden Cilien besetzten Cylinderepithelien. Er mündet frei in das Lumen der Hörblase und zieht sich ein Stück lang auf der äusseren Wand der-

selben fort, wo er regelmässig eine, wenn auch nur kleine ekstatische Erweiterung zeigt. Die Mündung in die Hörblase ist selbst sehr fein und zeigt die letztere um die erstere ebenfalls Wimperung; statt des niedrigen Plattenepithels sind hier kleine Flimmerepithelien vorhanden. In seinem weiteren Verlaufe durchbohrt der Canal den Knorpel. Doch habe auch ich seinen endlichen Verbleib nicht finden können.

Die Bindegewebswulst bildet eine Hervorragung in das Lumen der Hörblase. Sie stellt eine einfach mit Plattenepithel überzogene Bindegewebswucherung mit sehr dicht liegenden sternförmigen netzartig anastomosirenden Bindegewebskörperchen und relativ spärlichen Andeutungen faseriger Structur zeigender Intercellularsubstanz dar. Ausser an dieser Stelle ist die bindegewebige Stützsubstanz der Hörblase fast ganz unerheblich.

Alle diese vier in der Gehörblase der Octopoden vorhandenen Organe finden in dem Gehörorgan der Decapoden, von denen ich *Sepia officinalis* untersuchte, ihre homologen Vertreter. Dieses wird jedoch erst bei genauerer Untersuchung deutlich. Auf den ersten Blick erscheint das Gehörorgan der Decapoden von dem soeben betrachteten der Octopoden total verschieden.

Die ebenfalls innerhalb des Kopfkorpels bilateral symmetrisch vorhandenen durch eine schmale Scheidewand getrennten Höhlungen für das Gehörorgan sind sehr unregelmässig gestaltet, sehr reich an mannichfachen von der Wand ausgehenden Vorsprüngen. Das auffallendste aber ist, dass eine besonders in der Höhlung frei suspendirte mit den knorpeligen Wänden in sehr lockerer Verbindung stehende Gehörblase durchaus fehlt. Die Knorpelwand ist vielmehr ganz fest mit der bindegewebigen Grundlage des Gehörbläschens verbunden, und so erscheint jeder Durchschnitt der knorpeligen Wand der Gehörhöhle auf der freien Fläche mit einem Epithel überzogen. Für die Ernährung sorgt ein dicht unter dem Epithel befindliches im Knorpel selbst gelegenes, sehr reich entwickeltes Capillarnetz. Das Epithel ist ganz wie in der Hörblase der Octopoden sehr zart und niedrig; zwischen ihm und der exquisit ausgebildeten knorpeligen Grundlage mit grossen reich verästelten Knorpelzellen liegt nur eine sehr dünne Zone, in welcher das Knorpelgewebe den Uebergang in gewöhnliches Bindegewebe sehr schnell eingeht. Wir müssen also alle in der Gehörblase der Octopoden aufgefundenen Organe bei den Decapoden in der Wand der Gehörhöhle aufsuchen und nachweisen.

In der That sitzen die beiden nervösen Endapparate, die *Lamina* und *Crista acustica*, hier der Wand der Gehörhöhle an, und sind nach der von O. und K. mit grosser Genauigkeit angegebenen Topographie leicht aufzufinden. O. und K. beschreiben ihre histiologische Zusammensetzung ganz ident wie bei *Octopus*. Nur soll bei *Sepia* die *Crista acustica* auf der First nicht zwei, sondern nur eine Reihe grosser Cylinderzellen tragen. Dies ist richtig, doch habe ich auch an einzelnen Stellen der *crista acustica* eines *Octopus* die First ebenfalls nur von einer einzigen Zellenreihe gebildet gesehen, sodass dieser Differenz wohl kein fundamentaler Character beizulegen ist. Sonst sind meine Untersuchungen über die Histiologie der nervösen Endapparate bei *Sepia* nur ziemlich mangelhaft geblieben. Der Grund davon ist in dem Umstande zu suchen, dass in Nizza und Villafranca ganz frische Sepien — dieselben werden nur in der überhaupt durch eine äusserst reiche Fauna ausgezeichneten Bucht von St. Giovanni (St. Jean) gefangen — so gut wie gar nicht zu haben waren. Das, was ich an nicht mehr ganz frischen Exemplaren sehen konnte, schien die Angaben von O. und K. durchaus zu bestätigen. Der Otolith hat eine ebenfalls charakteristische, jedoch von dem der Octopoden verschiedene Form¹⁾ und besteht ebenfalls aus einem mechanisch leicht trennbaren Aggregat kleinster Krystalle. Von den beiden nicht nervösen Theilen der Gehörblase von *Octopus* habe ich den flimmernden Canal nach der Angabe von O. und K. aufgefunden. Statt der einen bindegewebigen Wulst des Gehörorgans von *Octopus* finden sich hier nach der sorgfältigen Untersuchung von O. und K. nicht weniger als 16 zapfenartige Vorsprünge in das Lumen der Gehörhöhle, zum Theil so gross, dass sie schon dem blossen Auge erscheinen. Es sind — wie sich bei mikroskopischer Untersuchung ergibt — theils von dem gewöhnlichen Epithel der Gehörhöhle, theils von einem niedrigen Flimmerepithel überzogene Fortsetzungen der knorpeligen Grundlage. Der Knorpel büst hier seinen exquisiten Character nur ganz allmählig ein und es findet sich hier ein fast continuirlicher Uebergang von dem echten Knorpelgewebe der Cephalopoden zu echtem fibrillärem Bindegewebe mit sehr zahlreichen sternförmigen Bindegewebskörperchen, woraus die ganze unmittelbar unter dem Epithel gelegene Schicht der zapfenartigen Vorsprünge gebildet wird.

1) Owsjannikow und Kowalevsky l. c. Taf. IV, 4.

Leider habe ich es versäumt, an Ort und Stelle eine Zeichnung dieser Verhältnisse anzufertigen; dieselbe würde der beste Beweis von der nicht specifischen Natur des Knorpels und für seinen continuirlichen Zusammenhang mit dem gewöhnlichen Bindegewebe abgeben. O. und K. haben diesen in das Lumen vorspringenden Zapfen den Namen der Ampullen beigelegt, eine Bezeichnung, die wohl kaum unpassender gewählt werden konnte, da diese Zapfen erstlich keinerlei Aehnlichkeit mit einer Ampulle bieten und zweitens functionell durchaus von den Ampullen der höheren Thiere verschieden sind, da sie mit der Nervenendigung gar nichts zu thun haben. Ihre Function ist gänzlich unklar; O. und K. vermuthen, dass sie zur Verstärkung und zur Reflexion des Schalles dienen; doch ist dies eben bloss Vermuthung. Doch scheint mir die zuerst von O. und K. begründete Ansicht zweifellos, dass diese bei *Sepia* so mächtig entwickelten Bildungen der kleinen Bindegewebswulst im Gehörbläschen von *Octopus* homolog sind.

Vergleichende anatomische Rückblicke auf das Gehörorgan der Mollusken.

Von den oben betrachteten Formen, in denen wir dieses Organ innerhalb des Stammbaums der Mollusken kennen gelernt haben, ist das Gehörorgan der Gasteropoden und Pteropoden entschieden die einfachste. Wir haben hier eine mit einem gleichartigen Sinnes-Epithel, welches ganz allgemein durch den Besitz zahlreicher auf der freien Fläche stehender äusserst kleiner wimpernder Haare characterisirt ist, ausgekleidete, mit der Aussenwelt communicirende Höhlung. Ein in derselben suspendirter Otolith oder statt des einen eine zusammengeballte Masse kleinerer Otolithen vermittelt die Uebertragung der Schallwellen.

Die Höhlung und der Otolith sind auch noch bei den Heteropoden vorhanden. Wir finden hier aber eine bedeutend höhere Differenzirung. Ganz abgesehen von den kleinen indifferenten Epithelien haben wir hier zwei durchaus verschiedene Formen von Sinneszellen, die sternförmigen Polsterzellen und die hohen Cylinderepithelien, welche die verdickte Stelle der Wand der Hörblase zusammensetzen. Der von der Hörblase ausgehende Hohlraum ist bei den Heteropoden noch nicht nachgewiesen; doch zweifle ich nicht an seinem Vorhandensein, wenn er vielleicht auch nur während des embryonalen Lebens persistirt und später obliterirt.

Bei den Cephalopoden finden wir die zwei schon bei den Hete-

ropoden vorhandenen Nervenendigungen bereits räumlich getrennt, Zwar liegen sie beide in der Wand ein und desselben Gehörbläschen, aber das Gehörbläschen hat in dieser Classe bereits eine bedeutende Grösse erreicht, so dass der Otolith nur für den einen Nervenendapparat die Uebertragung der Schallwellen vermittelt. Die Crista acustica dagegen bedarf wie die Schnecke der Wirbelthiere nicht des Otolithen. Der die Gehörblase mit der Aussenwelt in Verbindung setzende Canal ist hier sehr leicht nachzuweisen. — Die von mir nicht näher studirten Gehörwerkzeuge der Acephalen schliessen sich nach den Angaben der Autoren auf das engste an das Gehörorgan der Gasteropoden an.

Die in einigen Molluskenclassen bestimmt nachgewiesene, in den andern wahrscheinlich gemachte oder wenigstens nicht unwahrscheinliche Communication des Cavum der Gehörblase mit der Aussenwelt constituirt einen auf das Tiefste eingreifenden Unterschied zwischen diesem Organ und demselben Sinneswerkzeug des Typus der Wirbelthiere, welches stets eine oder zwei geschlossene Blasen darstellt. Und in der That, wenn man die Phylogenie beider Typen weiter verfolgt und auf die ältesten Glieder beider Stammbäume zurückgeht, so erscheint die Annahme nicht ganz unbegründet, dass die erste Anlage und Ausbildung dieses Organs in jedem Typus besonders erfolgten, dass das Gehörorgan der Wirbelthiere und das der Mollusken wohl analoge, aber nicht homologe Bildungen sind. Amphioxus besitzt kein Gehörorgan und die Gehörblase von Myxine ist noch ohne Otolithen. Auch bei den Salpen existirt noch kein Otolithen führendes Bläschen. Dagegen hat H. Müller ¹⁾ von den Salpen ein beiderseits dem Gehirn unmittelbar anliegendes ovales Bläschen beschrieben, welches mit einem geraden und engen Ausführgang in die Kiemenhöhle mündet. Leider habe ich eine genauere Untersuchung desselben versäumt. Obwohl nach H. Müller's Angabe dasselbe keine Otolithen enthält, möchte ich dasselbe doch als Gehörorgan ansprechen, zu dem erst. — ebenso wie in der Wirbelthierreihe zu dem otolithenlosen Bläschen von Myxine — im Lauf der weiteren phylogenetischen Entwicklung des Typus der Otolith hinzutritt. Es würde demnach also auch der in beiden Typen die Uebertragung der Schallwellen vermittelnde Otolith als eine nur analoge, nicht homologe Bildung aufzufassen sein.

1) Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie 1853. IV. p. 329.

III. Drüsen.

Die Untersuchung fast aller dem Molluskentypus angehörenden Drüsen zeigt mit hoher Evidenz, wie in den Epithelien selber die Bildung der Secretstoffe vor sich geht. In der That verdanken wir dem Studium der Wirbellosen, speciell der wahrhaft classischen Arbeit des der Wissenschaft zu früh entrissenen Heinrich Meckel: Mikrographie einiger Drüsenapparate der niederen Thiere ¹⁾, die erste Begründung der jetzt auch für die Wirbelthiere ziemlich allgemein recipirten Ansicht, welche den Sitz der secretorischen Thätigkeit in die Zellen selber verlegt.

Niere der Gasteropoden.

H. Meckel hat in seiner oben citirten Abhandlung eine ganz vortreffliche Anatomie dieses Organs gegeben, die ich in allen wesentlichen Punkten bestätigen kann. Die Niere stellt bei der von mir am genauesten untersuchten *Helix pomatia* einen Sack dar welcher innen mit in das Lumen frei hervorspringenden Falten und Kämme besetzt ist, sodass hierdurch eine hohe Aehnlichkeit mit dem bekannten Bau der Froschlunge hervorgebracht wird. Mitunter gehen diese Falten ganz bis zur gegenüberliegenden Seite des Nierensacks herüber, in den meisten Fällen aber ragen sie frei in das Lumen, sodass eine Menge vollkommener oder unvollkommener Fächer entsteht. „Die Vermehrung der secernirenden Oberfläche ist nicht durch Follikel- sondern durch Faltenbildung bewerkstelligt.“ Der von der secernirenden Oberfläche begränzte Hohlraum dient zugleich als Reservoir für das abgeschiedene Secret.

Das Secret, welches die Höhlung des Sackes anfüllt und demselben die weissliche Farbe giebt, welche den Entdecker Swammerdam bewog, ihm den Namen des Kalksackes beizulegen, besteht unter dem Mikroskop aus eigenthümlich glänzenden gelblichen undurchsichtigen, meist kugeligen oder unregelmässig drusigen knolligen Concrementen, an denen man häufig ein krystallinisches Gefüge und concentrische Schichtung deutlich wahrnehmen kann. Mikrochemische Reactionen beweisen, dass diese Kugeln aus harnsaurem Ammoniak bestehen.

Die Bildung derselben in den secernirenden Epithelien lässt

1) Müller's Archiv 1846 p. 1.

sich, da dieselben sich beim Zerzupfen sehr leicht einzeln oder in grösseren Partien von den Falten der Wandung isoliren lassen, sehr gut verfolgen. H. Meckel fasst den Entwicklungsvorgang folgendermaassen zusammen. In der Zellsubstanz sieht man einzelne das Licht stark brechende Körnchen zerstreut. Darauf bildet sich in der Substanz der Zelle ein klares Bläschen voll heller Flüssigkeit aus, in welcher Körnchen von harnsaurem Ammoniak sich molecular bewegen. Das Bläschen wächst und nimmt allmählig die ganze Zelle ein, so dass man den Kern am Rande angedrückt findet; es enthält entweder mehrere Concremente oder eins von bedeutenderem Durchmesser, welche durch Dehiscenz der Zellen frei werden und in die Höhlung des Nierensackes fallen. In dieser Schilderung Meckel's erscheint das Secretbläschen als ein Organ von hoher physiologischer Dignität, da in ihm als einer von dem Protoplasma der Zelle verschiedenen Substanz die Bildung der harnsauren Concremente vor sich geht, und es sind eben seit dieser Beschreibung H. Meckel's die Angaben in der Literatur nicht selten, wo die Secretion gleichsam aus dem Protoplasma heraus in das Secretbläschen verlegt und der Unterschied zwischen beiden besonders betont wird, ebenso wie manche Autoren dem Kern eine besondere Rolle bei der secretorischen Thätigkeit zuzuschreiben geneigt sind, von der ich mich jedoch nie überzeugen konnte. Meinen Untersuchungen nach ist dieser Unterschied nicht durchführbar und keineswegs allgemein, vielleicht mehr zufällig, wie physiologisch wichtig. Allerdings ist bei *Helix arbustorum*, der auch H. Meckel seine Beschreibung und Abbildungen entnommen zu haben scheint, die Sache ganz so, wie er angiebt. Ein Blick auf die dieser Species entnommene Fig. 57, a, b, zeigt deutlich, wie ganz durchgehend innerhalb der von einer Membran umgebenen theils runden theils polygonalen Zellen es zur Bildung einer ganz scharf contourirten Vacuole kommt, innerhalderer, ganz wie H. Meckel es beschreibt, das Wachsthum der Concremente vor sich geht. Zuletzt entstehen — wenn die Vacuole ihre grössten Dimensionen erreicht hat — Formen, die mit einem Siegelring grosse Aehnlichkeit haben, indem das Protoplasma fast ganz geschwunden und fast nur noch der an die Wand gedrückte Kern vorhanden ist.

Aber schon bei der sehr nahe verwandten *Helix pomatia* stellen sich die Verhältnisse ganz anders. Fig. 56 stellt eine Anzahl von diesem Thier entnommener Nierenzellen dar. Auch hier scheinen

die Zellen eine eigene Membran zu besitzen. Die Bildung der harnsauren Concretionen sieht man jedoch in einigen Fällen bis zu einer ziemlichen Grösse inmitten des Protoplasma vor sich gehen. In andern Fällen kommt es schon zeitig, endlich aber in allen, wenn die Concretionen eine gewisse Grösse erreicht haben, zum Schwinden des Protoplasma und zur Entstehung eines mit Flüssigkeit gefüllten Hohlraums um dieselben. Die Contouren desselben sind jedoch fast nie scharf wie die eines Bläschens oder einer Vacuole. Allmählich wird das ganze Protoplasma der Zelle aufgezehrt, bis an der inneren Wand der Zellmembran noch einige kleine, fast verschwindende Protoplasamassen hängen, welche jedoch stets den Contour der Vacuole unregelmässig erscheinen lassen. Stellenweise werden Zelle und die mit ihr identische Vacuole allein durch einen scharfen Contour begränzt, wo nämlich der Rest des Protoplasma nicht mehr genügt, wenn auch in noch so dünner Schicht die Innenwand der Zellmembran zu überziehen.

Bei *Helix hortensis* endlich (Fig. 55) ist von einer Vacuole keine Spur; es kommt nie auch nur zur Rareficirung des Protoplasma um die harnsauren Concremente, welche in das Protoplasma der membranlosen Zellen eingebettet die Gränze ihres Wachstums erreichen. Von einer hohen physiologischen Dignität des Secretbläschens kann bei dem Umstande, dass bei anderen der *H. arbutorum* so nahe stehenden Formen die Bildung der Secretstoffe im Protoplasma selber vor sich geht, wohl kaum mehr die Rede sein.

Niere der Cephalopoden.

Die Nieren der Cephalopoden, welche man auch wohl als Venenanhänge bezeichnet hat, stehen unter den Drüsen morphologisch ganz isolirt da. Schon Harless¹⁾ hat dieses Organ eine umgestülpte Drüse genannt, weil die secernirende Fläche die Gefässramificationen von aussen umgiebt. Es verhält sich diese Drüse zu allen andern ungefähr wie sich die Kiemen zu den Lungen verhalten. Wie bei den letzteren, ist auch bei der Mehrzahl der Drüsen die Verzweigung der Ausführungsgänge das maassgebende Moment, während bei der Niere der Cephalopoden wie bei den Kiemen die Verzweigung des Gefässbaumes die Morphologie des Organs bestimmt. — Die je nach den untersuchten Species röthlich bis violett gefärbten

1) Archiv f. Naturgeschichte 1847, XIII, 1, p. 1.

Secretstoffe stellen körnig krystallinische, unregelmässige Concretionen dar, welche in dem feinkörnigen Protoplasma der runden, wie es scheint, von einer Membran umgebenen Zellen entstehen und sich allmählig so bedeutend vergrössern, dass der Kern verdeckt wird. (Fig. 58). Ein Secretbläschen (Kefersteiⁿ¹⁾ habe ich ebenso wenig wie ein Ausgehen der Secretbildung vom Kern (Harless) beobachten können.

Tintenbeutel der Cephalopoden.

Die Untersuchung des Tintenbeutels der Cephalopoden ist eine ausserordentlich schwierige, weil das dicke halbfüssige dunkelbraunschwarze körnige Pigment das Erkennen der Elementartheile sehr hindert. Doch vermochte ich soviel zu erkennen, dass dieses Organ sich in seinem Bau ganz an die Niere der Gasteropoden anschliesst, wenn auch die Faltenbildung hier vielleicht nicht so hoch entwickelt ist, wie dort. Auch dient hier ebenfalls die Höhlung des secernirenden Sackes als Reservoir für das Secret. An Isolationspräparaten überzeugt man sich leicht von der Bildung der Pigmentkörner im Innern der Zellen, welche eine Pigmentdegeneration einzugehen scheinen.

Speicheldrüsen der Cephalopoden.

Von den Speicheldrüsen der Cephalopoden habe ich nur die s. g. obere Speicheldrüse von Octopus näher untersucht. Das Gewebe derselben ist ein ziemlich compactes und zeichnet sich dadurch für die Untersuchung sehr vortheilhaft z. B. von dem Lebergewebe aus. Die einzelnen Träubchen werden durch ein ziemlich festes an ausgebildeten Capillaren sehr reiches Bindegewebe an einander geheftet. Die einzelnen Drüsenträubchen (Fig. 59) beginnen alle blindgeschlossen, sind ziemlich lang und treten unter meist spitzen Winkeln mit anderen Träubchen zusammen. Die ganzen Acini sind von einer einfachen Schicht einkerniger ungewöhnlich kurzer Muskelfasern umgeben, an deren Existenz schon an Situs-Präparaten kein Zweifel sein kann und die durch Macerationspräparate in Oxalsäure (Fig. 61, b) auch isolirt darstellbar sind. Die secernirenden Epithelien erscheinen isolirt (Fig. 61, a) ziemlich gross, unregelmässig polygonal, bestehen aus einem körnigen Protoplasma und

1) Classen und Ordnungen des Thierreichs Bd. III, p. 1389.

zeigen einen runden Kern mit einem Nucleolus. Die Drüsenträubchen sind nur von einer einzigen einfachen Epithelschicht ausgekleidet. In der Mitte bleibt ein ziemlich mächtiger Canal frei, der stets mit dem Secret vollständig angefüllt, ja förmlich vollgepfropft ist. Das Secret besteht aus kleinen Kugeln und runden Tropfen, die sich von den Protoplasmakörnchen der Epithelzellen einmal durch ihre Grösse und dann durch ihre eigenthümlich hellgelbe Farbe, sowie durch ihren etwas trüben Glanz, ziemlich auffallend unterscheiden. Auch im Innern der Epithelzellen sind diese Tröpfchen ebenfalls vorhanden und zwar bleibt gewöhnlich der nach aussen gekehrte Theil der Zelle ganz frei von denselben, während sie sich vornehmlich in den der Axe des Träubchen zunächst gelegenen Partien der Zellen ansammeln, sodass die Gränze der Zellen nach dem mit dem Secret angefüllten Lumen des Träubchens zu ganz verwischt, ja gar nicht vorhanden erscheint. Ganz dieselbe Anschauung erhält man, wenn man, was durch einen glücklichen Zufall mitunter vorkommt, Gelegenheit findet, den Acinus gleichsam im Querschnitt zu beobachten (Fig. 60). Continuirlich scheint sich das in der Axe des Träubchens angesammelte Secret bis in die Zellen hinein fortzusetzen. An derartigen Ansichten erscheint auch die Muskelhaut, welche den Acines umgiebt, sehr deutlich. Isolirung durch Maceration in kalt concentrirter Oxalsäure oder einem Gemisch derselben mit Jodserum stellt die Bildung der Secrettropfen in den wahrscheinlich membranlosen Zellen ausser Zweifel (Fig. 61 a).

Zoospermien der Gasteropoden.

Die Producte der männlichen Keimdrüse, die Zoospermien, zeigen bei den Gasteropoden die verschiedensten Formen. Ich mache auf die ausserordentlich kleinen, Fetttröpfchen gleichenden Zoospermien von Chiton (Fig. 62) aufmerksam, die nur aus einem sehr kleinen glänzenden fast stäbchenförmigen Kopf und einem kurzen feinen Schwanzfaden bestehen. Die von Patella gleichen denselben durchaus. Bei Bulla (Fig. 63) fand ich Zoospermien, welche den von v. Siebold ¹⁾ und Leydig ²⁾ bei Paludina vivipara beschriebenen und abgebildeten durchaus gleichen. Sie bestehen aus einem korkzieherartig gewun-

1) Müller's Archiv 1836. p. 241.

2) Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie 1850 II, p. 182.

denen, wie es scheint etwas dickeren und glänzenderen Ende und einem feinen ziemlich langen Schwanzfaden. Gewöhnlich sind sie zu grösseren Büscheln vereinigt.

Keimdrüsen der Heteropoden.

Für die Heteropoden kann ich die von Gegenbaur gegebene Beschreibung und Abbildung der Zoospermien durchaus bestätigen. Sie zeigen eine deutliche Zusammensetzung aus einem etwas breiteren glänzenden ziemlich langen Stab und einer feinen langen Geissel. —

In den Eiern von *Pterotrachea* (Fig. 66) ist auch in den letzten Stadien der Verwandlung des feinkörnigen Protoplasma in Dotter der Kern stets noch vorhanden.

Zoospermien der Cephalopoden.

In der Classe der Cephalopoden scheint ebenso wie bei dem Gehörorgan auch in der Gestalt der Spermatozoen zwischen den Octopoden und den Decapoden ein Unterschied stattzufinden. Die der ersteren bestehen — nach bei *Eledone* und *Octopus vulgaris* und *macropus* angestellten Untersuchungen — ebenfalls aus einem starren ziemlich langen etwas dickeren und glänzenderen Stabe und einem sehr langen und feinen Faden. Dazu kommt, dass bei den meisten Individuen dem Stabe ein meist regelmässig oval geformtes Stück blassen feinkörnigen Protoplasma ansitzt, welches in der Art und Weise der Anheftung sehr grosse Verschiedenheiten zeigt (Fig. 64). — Die Zoospermien der Decapoden (*Sepia*) besitzen einen, verhältnissmässig etwas breiteren, aber um vieles kürzeren Stab; auch der Schwanzfaden ist kürzer. Auch hier findet sich — wenn auch seltener, wie bei den Octopoden — das feinkörnige Protoplaststück. (Fig. 65).

Trichterorgan der Cephalopoden.

Nur gezwungen schliesst sich an die soeben behandelten Keimdrüsen ein höchst eigenthümliches Organ an, welches mit denselben die Bildung geformter Secretstoffe gemeinsam zu haben scheint. Dasselbe wurde von H. Müller im Trichter der Cephalopoden aufgefunden, wo es stets eine weisslich durchscheinende flache Erhebung an der inneren Fläche desselben bildet. Je nach den verschiedenen Species kommen in den makroskopischen Verhältnissen Verschie-

denheiten vor, doch bleibt das Organ im Wesentlichen dasselbe. „Mikroskopisch besteht die Oberfläche dieser Erhebung aus lauter spindelförmigen Körperchen, die das Licht stark brechen, farblos und verschiedener Grösse, theils nach den Species, theils auch an denselben Thieren. Sie stehen aussen mehr oder weniger aufrecht, wie Stäbchen, stossen sich an der freien Fläche des Trichters ab, und haben grosse Aehnlichkeit mit den Nesselorganen anderer Thiere, sind jedoch ohne Fäden. Sie liegen theils einzeln, theils in Gruppen vereinigt und entwickeln sich, wie man bei Untersuchung der tieferen Schichten sieht, im Innern von Zellen, in welchen sie oft mannichfach gewunden und gerollt sind. Eine nesselnde Wirkung wurde nicht beobachtet.“ Ich kann diese Beschreibung H. Müller's durchweg bestätigen und verweise nur auf die Abbildung (Fig. 67), welche eine Reihe der Formen darstellt, wie man sie, wenn man mit einem feinen Messer die Oberfläche des Organs streift und dann das Abgehobene in einem Tropfen Seewasser untersucht, zu Tausenden in einem Präparat findet. Interessant ist es, dass es auch an diesen von einer Membran umgebenen Epithelien, wie an einigen Präparaten deutlich zu sehen ist, um die im Innern der Zellen gebildeten spindel- und stabförmigen Körper zur Rareficirung des Protoplasma, zur Einleitung eines „Secretbläschen“ kommt. Eher noch wie mit den Nesselorganen (H. Müller) möchte ich diese interessanten Gebilde mit den aus der Haut der Turbellarien bekannten stabförmigen Körpern vergleichen. Ueber ihre Function habe ich auch nicht einmal Vermuthungen.

V. Rückblicke und Resultate.

Nachdem wir die vier grossen Gewebsgruppen der Mollusken im Zusammenhange übersehen, dürfte es vielleicht eine lohnende Arbeit sein, einmal einen vergleichenden Blick auf den Typus der Wirbelthiere zu werfen, innerhalb dessen die Histologie fast allein ihre hohe Ausbildung erlangt hat. Während dort bereits ein ausserordentlich reiches Material von einer Menge Beobachter sicher constatirter Thatsachen vorliegt, ist innerhalb des Molluskentypus die Zahl der Einzeluntersuchungen noch eine ausserordentlich geringe. Ja, es wäre meiner Meinung nach sehr fraglich, wenn die Histologie der Vertebraten nicht existirte, wenn wir Alles, was die Wissenschaft auf diesem Felde geleistet hat, eliminiren könnten, ob wir

dann — allein aus diesem so spärlichen Material heraus — auch nur zu einem Keim einer wissenschaftlich geordneten Auffassung gelangt wären. Nur dadurch, dass wir uns anlehnten an die Histologie der Vertebraten sind wir zu unseren Anschauungen in der Histologie der Mollusken gelangt, und es ist interessant zu sehen, wie noch jeder Forscher gleichsam stillschweigend das histiologische System, das an dem Typus der Vertebraten seine hohe Ausbildung erlangt hatte, auch auf den Molluskentypus übertrug. In der That kann Niemand behaupten, dass damit den Thatsachen irgend eine Gewalt geschehen sei; vielmehr hat sich der Molluskentypus ganz leicht und bequem dem Codex der Vertebratenhistiologie gefügt. Alle Gewebsformen der Wirbelthiere fanden auch hier ihre natürlichen Vertreter.

Diese durch die Gewebelehre bestätigte Uebereinstimmung zwischen den verschiedenen Typen näher zu bestimmen, die Art und Weise, auf welche dieselbe zu Stande kommt, genauer zu analysiren, ist bisher noch nicht versucht worden. Bis vor Kurzem war die Zeit noch nicht gekommen, jene grossen Züge, die, wenn ich mich so ausdrücken darf, über den Typen stehen, die die Einheit unter den Typen selbst constituiren, mit andern Worten die zwischen den Typen stattfindenden Homologieen schärfer zu definiren. Bis vor Kurzem fehlten noch die Bedingungen, diese Frage, die jetzt so natürlich an uns herantritt, sowohl aufzuwerfen, wie zu lösen. Erst seit der grossen Umwälzung, welche Darwin's berühmtes Werk in unseren Ansichten hervorgebracht hat, seitdem eine Summe neuer Gedanken und Anschauungen in das Bewusstsein unserer Wissenschaft eingeführt ist, seitdem sich vor allem ein durchgreifender wirklich qualitativer Unterschied zwischen wahrer und scheinbarer vergleichend anatomischer Uebereinstimmung, zwischen Homologie und Analogie hat aufstellen lassen ¹⁾, ist auch wenigstens der Versuch einer Lösung dieser Frage möglich geworden.

Um die beiden Typen in Wahrheit gemeinsamen Züge, die

1) E. Haeckel gebührt das Verdienst, zuerst diesen Unterschied scharf präcisirt zu haben. „Alle Eigenschaften oder Charactere der Organismen sind das Product der Wechselwirkung von zwei gestaltenden physiologischen Functionen, dem inneren Bildungstriebe, der Vererbung, und dem äusseren, der Anpassung; alle Charactere der Organismen sind in erster Instanz entweder ererbt (homolog), oder durch Anpassung erworben (analog).“ *Generelle Morphologie der Organismen* Bd. II, p. 224. Vgl. Ebenda p. 298, 401.

ihnen von ihrer gemeinsamen Stammform überkommenen Erbtheile festzustellen, müssen wir, bei den Mollusken sowohl wie bei den Wirbelthieren, ausgehen von den niedersten Gliedern der Reihe, von den ältesten Gliedern des Stammbaums, die möglichst wenig von jener hypothetischen Urform entfernt sind, aus welcher wir in zwei divergenten Reihen einst die beiden Typen hervorgegangen uns denken. Leider sind uns aus der jetzigen Schöpfungsepoche nur in sehr geringem Maasse Formen bekannt, die wir als wenig oder ganz unveränderte Nachkommen dieser Urformen in Anspruch nehmen dürften. Relativ am günstigsten stellt sich die Sachlage noch für den Vertebratentypus, wo wir *Amphioxus lanceolatus* mit ziemlicher Sicherheit als eine den ersten Anfängen des Wirbelthierstammes sehr nahestehende Form in Anspruch nehmen dürfen. Namentlich spricht keine Thatsache dafür, dass derselbe — wie z. B. die ihm sonst so nahestehende *Myxine* — durch weitgehende Anpassung z. B. durch Parasitismus irgend eine wesentliche Rückbildung erfahren haben sollte, sodass seine etwaigen Abweichungen von der gemeinsamen Stammform der Wirbelthiere stets nach der Seite einer weiteren Ausbildung nie aber Rückbildung liegen werden.

Viel schwieriger ist die Sachlage bei den Mollusken. Es herrscht in der That über die wichtigsten Fragen der Verwandtschaftsverhältnisse dieses Typus noch sehr wenig Einigkeit. Wenn man, wie die meisten Forscher und auch Haeckel thun, die Bryozoen als Ausgangsform des Molluskenstammbaums ansieht, so ergibt sich hier die Schwierigkeit, dass statt der Einzelthiere gleich ganze Thierstöcke, Cormen als Stammformen des Typus aufgestellt werden, bei denen doch der Gedanke an eine eben hierdurch sowie durch die sitzende Lebensweise bedingte Rückbildung keineswegs ausgeschlossen ist. Diese Schwierigkeit wäre vielleicht zu vermeiden, wenn man sich entschlosse, die freischwimmenden Salpen als die wenigst veränderten Nachkommen der Stammform, die fest-sitzenden Ascidier und namentlich die Bryozoen als einen durch die sitzende Lebensweise und die Colonieenbildung zurückgebildeten oder doch sehr einseitig ausgebildeten, sehr alten Zweig des Molluskenstammbaumes zu betrachten. Eine zweite Möglichkeit, auf welche Haeckel in seinem an neuen und fruchtbaren vergleichend anatomischen Ideen überreichen Versuch eines auf die natürliche Verwandtschaft begründeten Systems ebenfalls hinweist, die nahe Verwandtschaft der eigentlichen Kiemen entbehrender Opisthobranchier

z. B. Rhodope zu den Turbellarien zu benutzen und diese Formen als Ausgangspunct des Typus anzusehen, bietet jedoch mit Rücksicht auf die Lamellibranchiaten und Molluscoiden zu grosse Schwierigkeiten. Jedenfalls sind wir hier in der schwierigen Lage, keine bestimmte Form auch nur mit annähernder Sicherheit als Ausgangsform oder doch als wenig veränderte Nachkommen der Ausgangsform hinstellen zu können und müssen zu dem sehr gefährlichen Auskunftsmittel greifen, aus der Vergleichung der am tiefsten stehenden Formen der einzelnen Molluskenklassen uns eine ideale Ausgangsform des Typus selber zu abstrahiren, also ein stets subjectiv gefärbtes Bild an die Stelle eines objectiven Thatbestandes, für welchen wir doch bei den Vertebraten in der Anatomie von *Amphioxus* wenigstens eine Menge Anhaltspuncte haben, zu setzen.

Nur eine einzige Homologie zwischen dem Mollusken- und Wirbelthiertypus ist etwas gröberer Art und in den meisten Fällen schon bei der Betrachtung mit blossen Auge erkennbar: die bilaterale Symmetrie des Körpers, oder, wie Haeckel sich ausdrückt, die Zusammensetzung aus zwei Antimeren, welche sich bei allen Wirbelthieren und man kann sagen, auch allen Mollusken, selbst den Bryozoen findet. Die übrigen Homologieen liegen alle mehr oder weniger tiefer und sind alle an die spezifische Natur der den Körper aufbauenden letzten Elementarorganismen gebunden, so dass sie erst nach der Ausbildung der Zellenlehre erkannt werden konnten oder doch, wenn sie schon vor dieser Epoche zur Beobachtung kamen, erst mit der Zurückführung eben auf diese letzten constituirenden Elemente ihre rechte Bedeutung und Vertiefung gewannen. Hierher gehört vor allen die wichtige Thatsache, dass die vier bei den Wirbelthieren vorhandenen grossen Hauptgruppen der Gewebe auch in dem Molluskentypus ihre vollgültig homologen Vertreter besitzen.

Beginnen wir zuerst mit dem Bindegewebe.

Wir haben die allgemeinen histiologischen Verhältnisse desselben, die Entstehung der Intercellularsubstanz, innerhalb des Molluskentypus ganz identisch mit denen der Wirbelthiere nachgewiesen und dürfen nicht anstehen, die völlige Identität dieser in beiden Typen gleich wohlcharacterisirten Gruppe auszusprechen. Schon in den ältesten niedersten Gliedern beider Typen, bei *Amphioxus* und bei den Salpen finden wir das bindegewebige Netz der anastomosirenden sternförmigen Zellen in gleichem Maasse entwickelt und schliessen aus dieser Homologie mit Recht auf die hohe physiologische Wich-

tigkeit, welches dieses Netz für die Ernährung der Körpertheile besitzt. Ebenso kommen auch schon bei *Amphioxus* und bei den Salpen Zellen vor, die durch concentrische Ablagerung von Membranen ein festeres Stützgewebe, den Knorpel hergestellt haben und müssen wir wenigstens die Ausgänge der Knorpelbildung für beide Typen als homolog annehmen. Auch die Neigung des Bindegewebes gegen eingelagerte animale Gewebe sowie gegen Hohlräume sich durch Endothelien oder endothelartige Bildungen abzuschliessen, möchte ich, wenn auch für die animalen Gewebe und die Wandungen des Blutgefässsystems bei den niederen Mollusken noch keine positiven Beobachtungen vorliegen, als eine echte Homologie und das in beiden Typen vorkommende Neurilemma und Sarcolemma als eine auch phylogenetisch identische Bildung betrachten. Nur in Bezug auf jene Form der Bindesubstanzen, die unter dem Namen des areolären Gewebes (adenoiden Gewebes von His) bekannt ist und deren Zurückführung auf das gewöhnliche Bindegewebschema einige Schwierigkeiten macht, bin ich meiner Sache nicht so sicher. Trotz meines eifrigen Suchens habe ich dasselbe innerhalb des Molluskentypus nur erst in der Orbitalmasse der Cephalopoden nachweisen können, und muss für diese Gewebsform die Frage der Homologie noch eine offene bleiben, bis dieselbe auch in niederen Mollusken nachgewiesen ist. — Elastische Fasern fehlen dem Molluskentypus gänzlich.

In beiden Typen sehen wir mit dem Bindegewebe das Blutgefässsystem in engster physiologischer und morphologischer Verbindung stehen. An der Homologie der Formbestandtheile des Blutes der farblosen Blutkörperchen, die schon bei *Amphioxus* und den Salpen vorhanden sind, kann wohl kein Zweifel sein. Dagegen ist die Frage nach der Homologie des Blutgefässsystems und seines Centralorgans des Herzens, noch eine durchaus offene. Auf den Umstand, dass letzteres den entschieden rückgebildeten Bryozoen fehlt, will ich so sehr viel Gewicht nicht legen. Doch scheint mir der Umstand, dass *Amphioxus* kein Herz sondern nur pulsirende Gefässstämme besitzt, zusammengehalten mit der so höchst merkwürdigen Form, in welcher zuerst bei den Mollusken (bei den Salpen) das Herz als ein die Richtung seiner Contractionen ändernder Schlauch auftritt, auf eine selbstständige Entwicklung dieses Organs innerhalb beider Typen hinzuweisen. Jedenfalls dürfen wir es, nach dem jetzigen, wenn auch spärlichen Zustande unserer Kenntnisse, den Homologieen noch nicht zuzählen.

Mit grösserer Bestimmtheit wird sich die Frage nach der Homologie der dem Gaswechsel dienenden Organe, der Kiemen, entscheiden lassen. Wenn dieselben unter den Mollusken auch einigen sehr kleinen niedrig stehenden Formen der Opisthobranchier, welche Haeckel als Liprobranchia zusammengefasst hat, abgehen, so wird die Bedeutung dieses Umstandes dadurch wesentlich abgeschwächt, dass in derselben Classe neben diesen kiemenlosen Formen im übrigen ganz ähnliche Kiemen tragende vorkommen, so dass der Besitz oder Mangel der Kiemen als ein fast accidentelles die übrige Organisation des Thieres fast nicht beeinflussendes Moment erscheint. Nehmen wir noch den Umstand dazu, dass die Kieme von Amphioxus in Lage und Bau eine ganz überraschende schon den meisten Forschern aufgefallene Aehnlichkeit mit dem Kiemensack der Tunicaten zeigt, so sind wir, wie ich glaube, vollkommen berechtigt, für die Mollusken und die kiemenathmenden Wirbelthiere eine Homologie der dem Gaswechsel dienenden Organe anzunehmen.

Einfacher stellen sich die Homologieen bei dem zunächst betrachteten Nervengewebe. Wir sehen hier bei den Mollusken ganz wie bei den Wirbelthieren aus fibrillärer Substanz bestehende, membranlose, einen grossen Kern mit deutlichen Kernkörperchen besitzende uni- bis multipolare Ganglienzellen vorkommen, aus deren Substanz als unendlich fein fibrilläre Stränge die Nervenfasern hervorgehen, welche dem Axencylinder der Nervenprimitivfaser bei den Wirbelthieren entsprechen.

Was das Muskelgewebe anbetrifft, so haben wir hier vor allem in beiden Typen die Structur der contractilen Substanz als homolog anzusehen, welche — bei den verschiedensten Methoden — aus äusserst feinen varicösen Längsfibrillen, deren Nebeneinanderliegen den optischen Anschein der Querstreifung — häufiger und vollständiger innerhalb des Typus der Vertebraten wie bei den Mollusken — bedingt, zusammengesetzt erscheint. Ob inter vitam diese fibrilläre Structur bereits vorhanden war oder ob der Muskelinhalt eine halbflüssige homogene Masse darstellte, in der die sarcous elements in regelmässiger Anordnung suspendirt sind, will ich hier nicht entscheiden. Die Entscheidung dieser Frage ändert eben nichts an der Homologie. Ebenso wenig die graduellen Verschiedenheiten, welche sich innerhalb des Molluskentypus in Bezug auf die Grösse und Anordnung der optisch mit denen der Wirbelthiere identischen sarcous elements vorfinden. Auch die grössere Einfachheit der histio-

logischen Anordnung des Muskelgewebes bei den Mollusken, welches nie die complicirte Primitivbündelbildung der Wirbelthiere zeigt, kann nur einen quantitativen Unterschied bedingen. — Für die Entscheidung der Frage nach der Homologie der Muskelnervenendigung ist das vorliegende Material noch zu spärlich.

Zu den interessantesten Resultaten führt die Anwendung des Darwin'schen Principis bei der vierten Hauptgruppe der Gewebe. Auch hier überzeugt man sich ebenso leicht wie bei dem Bindegeewebe von der völligen Identität, welche morphologisch die epithelialen Gewebe in beiden Typen zeigen. Wir haben in beiden Typen jene — wie es scheint, nur unter dem Einfluss bestimmter Umstände auftretende — merkwürdige Stachel- und Riff-Bildung. Bei den Mollusken sowohl wie bei den Wirbelthieren zeigen die einschichtigen Epithelien nach der bindegewebigen Grundlage zu jene so höchst räthselhafte besenartige Ausfaserung. Flimmerepithelien der Mollusken lassen sich nicht von Flimmerepithelien der Wirbelthiere unterscheiden, und in beiden Typen wird von identischen Zellen auf identische Weise eine Cuticula abgesondert.

Diese Homologieen sind in der That noch ziemlich einfacher Art. Viel interessanter und verwickelter stellen sich jedoch die Fragen nach der Natur der grossen allgemeinen Beziehungen, der grossen Gesetze, welche wir in beiden Typen in diesem Gewebe verkörpert finden. In beiden Typen finden wir überall die Grenze des Organismus gegen die Aussenwelt von Epithelien gebildet, an welche, ausserdem dass sie eine schützende Decke für das Individuum darstellen, vor allem drei hochwichtige, echt animale Functionen gebunden sind, die der Resorption, der Secretion und der Empfindung.

Am einfachsten stellt sich noch die vergleichende Untersuchung der ersteren. Bei den niedersten Formen beider Typen finden wir, dass die Resorption der Nahrungsmittel stets durch eine einfache Decke von Cylinderepithel hindurchgeht, welches auf seiner freien Fläche entweder Flimmerhaare oder eine Cuticula trägt. Stets bildet diese Epitheldecke ein in der Leibeshöhle gelegenes mit zwei Mündungen versehenes Rohr, den Darm, den wir schon in den niedrigst stehenden Formen eines jeden Typus vorfinden und mithin als homolog ansehen müssen.

Ebenso finden wir auch schon in den niedersten Formen beider Typen stets einige Epithelien für die specielle Function der Secretion

differenzirt, so z. B. bei den Tunicaten und Bryozoen sowie bei Amphioxus einige Zellen der Darmwand, welche ein gelbgefärbtes Leberssekret liefern. Erst in der fortschreitenden Entwicklung der divergenten Stammbäume sehen wir in beiden Typen ganz übereinstimmend die complicirten acinösen und tubulösen Drüsenformen auftreten. Während die Verknüpfung der Secretionsfunction mit den Epithelien an sich eine Homologie, ein Gesetz darstellt, ist dagegen diese Uebereinstimmung der höheren Drüsenformen in beiden Typen eine Analogie und wir sehen wieder, wie von gleichen Ausgangsformen das in beiden Typen gleiche Bedürfniss nach einer grösseren secernirenden Oberfläche und die Anpassung an gleiche Verhältnisse, auch zu gleichen morphologischen Resultaten, zu gleichen Formen führt.

Aber wir finden nicht allein die Function der Secretion als solche an die Epithelien gebunden, sondern die Uebereinstimmung geht noch mehr in's Einzelne. So haben wir unfraglich die Organe der Ausscheidung der harnsauren und gallensauren Salze nebst den Gallenfarbstoffen, Niere und Leber als Homologieen anzusehen. Auch die Keimdrüsen und ihre Producte, Zoospermieen und Eier sowie die nie fehlende Dotterfurchung der letzteren sind altherwürdige beiden Typen wirklich gemeinsame Erbtheile. Auch die Becherzellen und ihr Product, den thierischen Schleim, möchte ich, obwohl dieselben bisjetzt weder bei Amphioxus noch bei den Salpen nachgewiesen sind, als Homologieen betrachtet wissen.

Vielleicht die interessantesten Fragen treten uns bei der Untersuchung der Uebereinstimmungen entgegen, welche die Organe der Empfindung in beiden Typen zeigen. In beiden Typen finden wir das grosse Gesetz von dem Zusammenhange der Nerven mit den Epithelien durchgängig verwirklicht. In beiden Typen sind es durch den Zusammenhang mit Nerven spezifisch differenzirte Epithelien, Neuroepithelien, welche die Eindrücke der ausser dem Individuum stattfindenden Vorgänge in Empfindungen umsetzen. Diese Uebereinstimmung ist sicher nur als Homologie zu deuten. Doch erheben sich sehr bedeutende Schwierigkeiten, sobald es sich darum handelt, die einzelnen Fälle dieses grossen Gesetzes zu untersuchen und die der Vermittlung identischer spezifischer Sensationen dienenden anatomischen Substrate beider Typen miteinander zu vergleichen.

Beginnen wir zuerst mit dem Auge. Die einfachste Form, unter welcher sich uns dasselbe sowohl beim Beginn der Wirbelthier- wie der Molluskenreihe, bei Amphioxus und bei Salpa — den Bryozoen

fehlen die Augen gänzlich — darstellen, ist ein einfacher Pigmentfleck, in welchen der Nerv eintritt. Das Pigment sowie die von M. Schultze (wie demnächst zu veröffentlichende Untersuchungen zeigen werden) auch für die Mollusken nachgewiesene plättchenartige Structur der letzten Sehnervenenden möchte ich — obwohl sie bis jetzt weder bei *Amphioxus* noch bei *Salpa* nachgewiesen ist — doch als eine Homologie betrachten. Das beiden Typen homologe Auge wird also wahrscheinlich mehrere in Pigment eingehüllte Plättchen structurirte Nervenenden darstellen. Dagegen ist es mir sehr zweifelhaft, ob wir die Linse wirklich als ein homologes Organ betrachten dürfen. Die Salpen sowie *Amphioxus* zeigen Nichts derart, und es liegt für uns kein Grund vor anzunehmen, dass die ersteren wie der letztere tiefer stehen wie das niederste denkbare Mollusk und das niederste Wirbelthier.

Zu nicht minder interessanten Consequenzen gelangen wir bei Betrachtung des so oft mit dem Auge zusammengestellten Gehörorgans. Ich habe oben schon die Gründe angeführt, welche mir es wahrscheinlich machen, dass dasselbe, wenn es auch bei den Wirbelthieren wie bei den Mollusken in nahezu gleicher Form auftritt, eine in beiden Typen besonders entwickelte bestimmte Form des grossen Principis der Neuroepithelien darstellt. Jedenfalls ist Vorsicht geboten, dass wir dasselbe nicht so bedingungslos — auf die Uebereinstimmung des Otolithen bauend — unter die Homologieen einreihen.

Was die übrigen diffusen Sinnesempfindungen wie z. B. Geschmack und Geruch betrifft, von denen letzterer ganz zweifellos den Mollusken zuzukommen scheint, so wage ich in Bezug auf die Frage: Homologie oder Analogie bei dem gänzlichen Mangel der thatsächlichen Anhaltspunkte aus der Anatomie der niederen Mollusken, nicht einmal eine Vermuthung.

Ich bin mir sehr wohl bewusst, an wie vielen Mängeln dieser erste Versuch einer genaueren Analyse der zwischen dem Mollusken- und Vertebraten-Typus stattfindenden Homologieen leidet, und dass mit dem Anwachsen des histologischen und entwicklungsgeschichtlichen Materials vielleicht schon in sehr kurzer Zeit die aufgestellte Reihe der Homologieen bedeutende Aenderungen, Vermehrungen oder Verminderungen erfahren wird. Dennoch gereut es mich nicht, wenn auch aus so kärglichem Material, diesen Versuch unternommen zu haben, und will ich, am Schlusse angelangt noch einmal ganz kurz die für beide Typen gefundenen Homologieen zusammenstellen.

1. Zusammensetzung aus zwei Antimeren.
Bindegewebe.
 2. Allgemein histiologisches Verhalten desselben: Bildung der Intercellularsubstanz. Netz anastomosirender Zellen. Differenzierung zu festerem Stützgewebe durch Ablagerung von Membranen (Knorpel). Neigung zur Bildung endothelialer Gränzsäume. (Neurilemma. Sarcolemma).
 3. Farblose Blutkörperchen.
 4. Kiemen.
Nervengewebe.
 5. Ganglienzellen und Nervenfasern. Verbindung derselben.
Muskelgewebe.
 6. Structur der contractilen Substanz.
 7. Muskelnervenendigung (?)
Epithelgewebe.
 8. Allgemein histiologisches Verhalten desselben. Stachel- und Riffbildung; Flimmerepithelien, Epithelien mit cuticularer Absonderung, Ausfaserung nach der bindegewebigen Grundlage.
 9. Begränzung des Organismus gegen die Aussenwelt.
 10. Resorbirendes Cylinderepithel (Darm).
 11. Secernirende Epithelien.
 - a. Bereitung der Harnsäure (Niere).
 - b. Bereitung der Galle (Leber).
 - c. Keimdrüsen, Zoospermien, Eier, Furchung.
 - d. Becherzellen.
 12. Neuroepithelien.
-

VI. Erklärung der Abbildungen.

Die römischen Zahlen bedeuten die Nummern der Hartnack'schen Objective, die arabischen die der Oculare.

- Fig. 1. IX, 2. Schnitt durch den Zungenknorpel von *Neritina fluviatilis* in Wasser untersucht.
- Fig. 2. Bindegewebe aus der Cutis von *Pterotrachea coronata* mit Verästelung des Nerven N. Die Kerne der Bindegewebs- und Nervenzellen sind erst nach Zusatz eines Tropfen Essigsäure sichtbar geworden. Verschiedene Formen der Bindegewebskörperchen: a reich verästelte, b Kerne mit einem allmähig in die Grundsubstanz übergehenden Hof von Protoplasma. c kugelige Zellen ohne scharfen Contour, d mit scharfem einfachen, e mit doppeltem Contour. Bei f wird derselbe von einem Fortsatz des Protoplasma durchbohrt.
- Fig. 3. VII, 3. Durchschnitt durch einen Hauthöcker von *Carinaria*. Die Epidermis E überzieht denselben in einfacher Lage. Die grossen doppelt contourirten Bindegewebszellen entwickeln sich in der Mitte des Präparats zu den mächtigen mit concentrischen Knorpelkapseln umgebenen Knorpelmutterzellen, zwischen denen jedoch noch die sternförmigen Bindegewebskörperchen persistiren. Frisch in Jodserum. Später ist ein Tropfen Essigsäure zugesetzt.
- Fig. 4. VII, 3. Durchschnitt durch den sehr grosszelligen Kieferknorpel von *Pterotrachea coronata*. Frisch in Jodserum untersucht. Die Kerne sind erst nach Essigsäurezusatz hervorgetreten.
- Fig. 5. IX, 2. Ein Gefässstämmchen mit seinen Verästelungen aus dem im Innern eines Armes von *Octopus vulgaris* befindlichen Bindegewebe, frisch in Jodserum untersucht.
- Fig. 6. IX, 2. Verästelte Zellen aus dem Kopfkorpel von *Octopus*. Nach Essigsäurezusatz.
- Fig. 7. IX, 3. Durchschnitt durch den Koptknorpel von *Sepia*. Frisch in Jodserum.
- Fig. 8. IX, 3. Aus dem Aequatorialring von *Sepia*. Zwei frische Durchschnitte in Humor aqueus. Bei b sind die Wände zwischen den einzelnen Zellen breiter wie bei a.
- Fig. 9. IX, 3. Ebendaher durch Kalilauge von 33 % isolirte Knorpelzellen mit ihren von Porenkanälen durchsetzten Knorpelmembranen. Bei d sieht man deutliche Fortsetzungen des Zellprotoplasma bis zum ersten Streifen der concentrischen Schichtung sich fortsetzen. Bei e und f werden auch die seitlichen Theile der Knorpelmembran von Kanälen durchsetzt.
- Fig. 10. IX, 2. Aus einem Nervenstämmchen der Haut von *Octopus vulgaris*.

Ein starker ungetheilter Nerv mit Neurilemma und ein sich theilender feinerer. An der Theilungsstelle liegt ein Kern.

- Fig. 11. IX, 2. a einkernige, b zweikernige Muskelfaser aus dem Muskelschlauch von Pterotrachea durch Kalilauge isolirt.
- Fig. 12. XV à l'immersion, 2. Die starke Vergrößerung löst die sonst homogen erscheinende Substanz einer frisch in Jodserum untersuchten Muskelfaser von Pterotrachea in Fibrillen auf.
- Fig. 13. IX, 2. Muskelfaser aus dem Kiemenherzen von Octopus mit breitem körnigen Centralstreif und grobfibrillärer Muskelsubstanz.
- Fig. 14. IX, 3. Ein Stück Muskelfaser aus dem Hautmuskelschlauch von Arion ater, längere Zeit mit Kali bichromicum von 2 % behandelt. An der Bruchstelle sowie an dem einen Längsrande sieht man die einzelnen feinen Fibrillen hervorstehen.
- Fig. 15. IX, 3. Muskelfaser von Chiton frisch in Jodserum zerpupft. An der Bruchfläche sieht man die einzelnen Fibrillen hervorstehen.
- Fig. 16. IX, 2. Muskelfasern aus dem Fuss von Neritina fluviatilis, längere Zeit mit Kali bichromicum von 2 % behandelt. Dieselben sind lang und schmal und sehr deutlich längsgestreift. An den Bruchenden sieht man die einzelnen Fibrillen hervorstehen. Die Kerne gehören dem Sarcolemma an.
- Fig. 17. IX, 3. Bruchstück einer frisch untersuchten breiten sehr grobfibrillären, die Querstreifung sehr deutlich zeigenden Muskelfaser aus dem Schlundkopf von Neritina fluviatilis. Die Kerne gehören dem Sarcolemma an.
- Fig. 18. IV, 2. Muskelbündel aus dem Schlundkopf von Chiton mit glänzenden kleinen Kugeln besetzt.
- Fig. 19. IX, 2. Die glänzenden Kugeln erscheinen aus diffus grünlich gefärbten Zellen zusammengesetzt (a), in welchem bei b glänzende Körner eines grünen Pigments auftreten.
- Fig. 20. IX, 2. Muskelnervenendigung (?) aus den Schlundkopfmuskeln einer Doridierin. Frisch untersucht.
- Fig. 21. IX, 3. Linsenfasern aus den oberflächlicheren Schichten der Linse von Octopus vulgaris, die Riffbildung zeigend. Frisch in Humor aqueus.
- Fig. 22. IX, 2. Secundäre Tentakel von den Fühlern von Haliotis tuberculata. Frisch untersucht.
- Fig. 23. IX, 2. Flimmerepithelien mit mächtig verbreitertem von den Cilien durchbohrtem Saum von den Fühlern einer Calyptraea. Frisch untersucht.
- Fig. 24. IX, 2. Gelb gefärbter Mantelrand von Doris sp. mit becherförmigen Sinnesorganen. Frisch untersucht.
- Fig. 25. IX, 2. Saum der hinteren Tentakel von Aplysia punctata. Frisch untersucht.
- Fig. 26. IX, 2. Saum der vorderen Tentakel von Aeolis sp. Frisch untersucht.

- Fig. 27. IX, 2. Durchschnitt durch die in Osmium gehärtete Haut von *Arion ater*. E Epithelium. n Nervenhaare. Zwischen dem schwarzen Pigment liegen Becherzellen von verschiedenen Dimensionen. Bei a münden die hellen echten Schleimzellen, bei b einzelne Zellen, von denen es nicht entschieden ist, ob sie s. g. einzellige Farbdrüsen oder nur Altersstadien von Schleimzellen darstellen.
- Fig. 28. IX, 3. Eine Nervenzelle zwischen gewöhnlichen Epithelien. Durch Maceration in Kali bichromicum hergestelltes Isolationspräparat aus der Haut von *Arion empiricorum*.
- Fig. 29. IX, 2. Plattenepithelien der Haut von *Pterotrachea*, bei a mit glatten, bei b mit gezähnelten Contouren (Riffzellen).
- Fig. 30. IX, 2. Freier Rand der Rüsselspitze von *Pterotrachea coronata* mit becherförmigen Sinnesorganen. Frisch untersucht.
- Fig. 31. IX, 3. Cuticulare Epithelzellen der Rüsselspitze von *Pterotrachea*. Bei a mit, bei b ohne Cuticula (Isolationspräparat).
- Fig. 32. VII, 2. Spitze des Tentakels von *Carinaria*. Frisch untersucht.
- Fig. 33. VII, 3. Durchschnitt durch die Haut von *Octopus vulgaris*. Halbschematisch. a Epithelium mit Cuticula, Nervenhaaren und Becherzellen. b Faserschichte. c Chromatophorenschichte mit theils contrahirten theils expandirten Chromatophoren. d Flitterschichte.
- Fig. 34. IX, 2. Durch Maceration in Kali bichromicum hergestellte Isolationspräparate aus der Haut von *Octopus*. a cuticulare Epithelien mit b ohne Cuticula. c, d einzelne und zusammenhängende Becherzellen.
- Fig. 35. IX, 2. Hohe Cylinderepithelien von der Lippe von *Octopus vulgaris* mit Oxalsäure behandelt, bei a mit, bei b ohne Cuticula.
- Fig. 36. IX, 2. Chromatophore von *Loligo vulgaris* im Zustand der Ruhe. Frisch untersucht.
- Fig. 37, 38. IX, 2. Dieselbe in zwei verschiedenen Expansionszuständen.
- Fig. 39. IX, 3. Zwei Insertionsstellen von Muskelfasern an eine Chromatophore von *Loligo vulgaris*. Frisch mit Essigsäurezusatz.
- Fig. 40. IX, 2. Chromatophore von *Sepiola Roudeletii* mit den Muskelfasern aus der Haut eines mehrere Jahre in Spiritus gelegenen Exemplars isolirt.
- Fig. 41. IX, 3. Chromatophore von *Loligo* im Beginn der Expansion.
- Fig. 42. IX, 3. Chromatophore von *Sepia officinalis* im ruhenden Zustande. Frisch untersucht.
- Fig. 43. IX, 2. Aus der Haut einer jungen *Sepia*. Frisch untersucht.
- Fig. 44. IX, 2. Flittern aus der Haut von *Sepia officinalis*. Frisch untersucht.
- Fig. 45. IX, 2. Gehörorgan von *Neritina fluviatilis*. Frisch untersucht.
- Fig. 46. IX, 2. Gehörorgan von *Succinea amphibia*. Frisch untersucht.
- Fig. 47. IX, 2. Gehörorgan von *Pterotrachea coronata*. Frisch untersucht. Bei a befinden die Hörhaare sich im Zustand der Ruhe, bei b in verschiedenen Stadien der Action.
- Fig. 48. IX, 2. Aus der Wand der mit Osmium von 1% behandelten Ge-

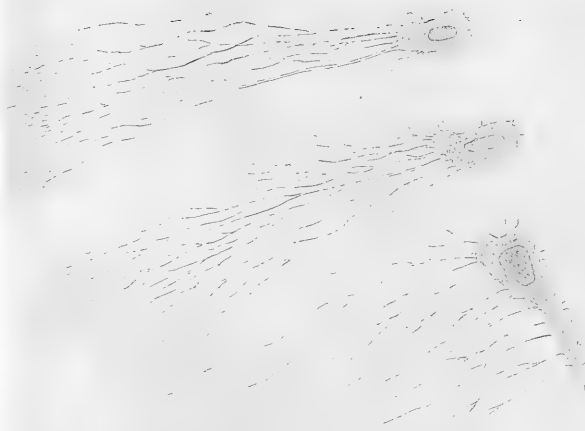
hörblase von *Pterotrachea mutica*. Zwischen indifferenten Epithelien Polsterzellen mit Borstenhaaren.

- Fig. 49. IX, 2. Polsterzellen aus der mit Kali bichromicum behandelten Wand von *Pterotrachea mutica*, welche mit einer glänzenden feinen Nervenfasern in Verbindung stehen.
- Fig. 50. IV, 2. Gehörplatte von *Octopus macropus* mit Osmium behandelt. Um die Auflösung des Nerven besser zeigen zu können, ist das auf der Rückenfläche der Platte verbreitete feine Capillarnetz fortgelassen.
- Fig. 51. IX, 2. Zellenmosaik derselben Gehörplatte von der Fläche. Frisch untersucht.
- Fig. 52. IX, 2. Zwei der grossen das Mosaik bildenden Nervenzellen im Profil. Frisch zerzupftes Präparat.
- Fig. 53. IX, 2. Gehörleiste von *Octopus macropus*, von oben, mit Osmium behandelt. Im Innern der Zellen erscheinen die punktförmigen Durchschnitte der Protoplasmastränge.
- Fig. 54. IX, 2. Dieselbe im Durchschnitt gesehen. Ebenfalls Osmiumpräparat.
- Fig. 55. IX, 2. Nierenzellen von *Helix hortensis* mit harnsauren Concretionen. Frisch untersucht.
- Fig. 56. IX, 2. Nierenzellen von *Helix pomatia*. Um die harnsauren Concretionen finden sich Andeutungen von Secretbläschen. Frisch untersucht.
- Fig. 57. IX, 2. Bei a einzelne, bei b zu einem Mosaik angeordnete Nierenzellen von *Helix arbustorum*. Um die harnsauren Concretionen hat sich ein scharfcontourirtes Secretbläschen ausgebildet.
- Fig. 58. IX, 2. Nierenzellen von *Octopus vulgaris* mit körnig crystallinischen Concretionen, die in das Protoplasma eingebettet sind.
- Fig. 59. IX, 2. Acinus aus der oberen Speicheldrüse von *Octopus vulgaris* von einem Schlauch von Muskelfasern umgeben. Frisch untersucht in Humor aqueus.
- Fig. 60. IX, 2. Derselbe im Querschnitt.
- Fig. 61. IX, 2. Durch Maceration in kalt concentrirter Oxalsäure hergestellte Isolationspräparate. a Epithelien in mehr weniger vorgeschrittenen Stadien der Secretion. b Muskelfasern.
- Fig. 62. IX, 3. Sperma von *Chiton*.
- Fig. 63. IX, 2. Sperma von *Bulla*.
- Fig. 64. IX, 2. Sperma von *Octopus*.
- Fig. 65. IX, 2. Sperma von *Sepia*.
- Fig. 66. IX, 2. Eier aus dem Ovarium von *Pterotrachea coronata*.
- Fig. 67. IX, 2. Aus dem Trichterorgan von *Octopus vulgaris*. Frische Isolationspräparate.

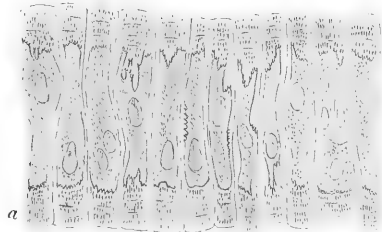
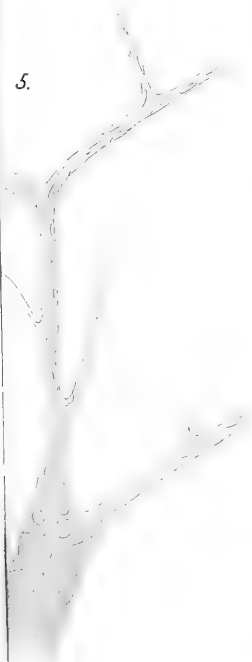
Druckfehlerverzeichniss.

Seite	20	Zeile	13	v. o. lies :	bloss	statt	blos
---	20	---	26	v. o. ---	Winkel	---	Wiukel
---	23	---	11	v. u. ---	dicht	---	dieht
---	29	---	10	v. o. ---	Querstreifen.“	---	Querstreifen.
---	30	---	20	v. u. ---	Muskelfaser	---	Molluskenfaser
---	32	---	9	v. u. ---	interstitiellen	---	intersitiellen
---	38	---	17	v. o. ---	aqueus	---	aquens
---	48	---	9	v. u. ---	hervorstehenden	---	hervorgehenden
---	51	---	13	v. o. ---	Hautpartieen	---	Hauptpartieen
---	53	---	14	v. u. ---	sind mit gelben	---	sind gelben
---	54	---	3	v. o. ---	verstreut	---	verstreut
---	55	---	3	v. o. ---	untersucht;	---	untersucht
---	57	---	15	v. u. ---	derselben,	---	derselben.
---	64	---	19	v. u. ---	vulgaris,	---	vulgaris.
---	65	---	18	v. u. ---	Essigsäure	---	Essigsänre
---	66	---	3	v. u. ---	Contour,	---	Contour.
---	69	---	6	v. u. ---	bloss	---	blos
---	74	---	8	v. u. ---	Contour	---	Conturo
---	76	---	10	v. u. ---	an	---	am

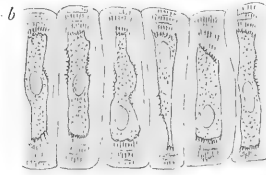
7.



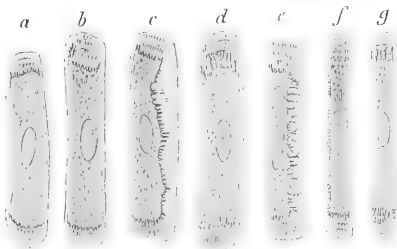
5.

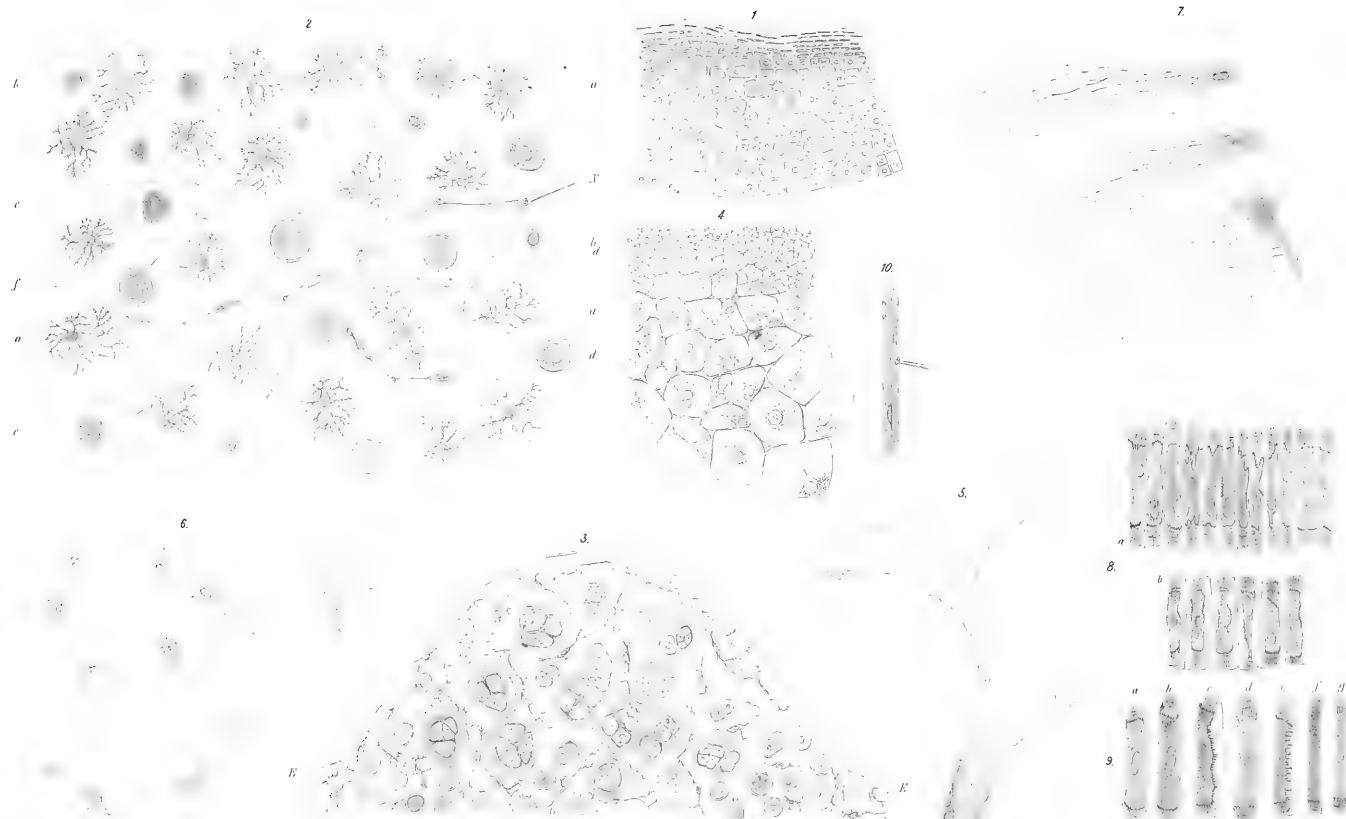


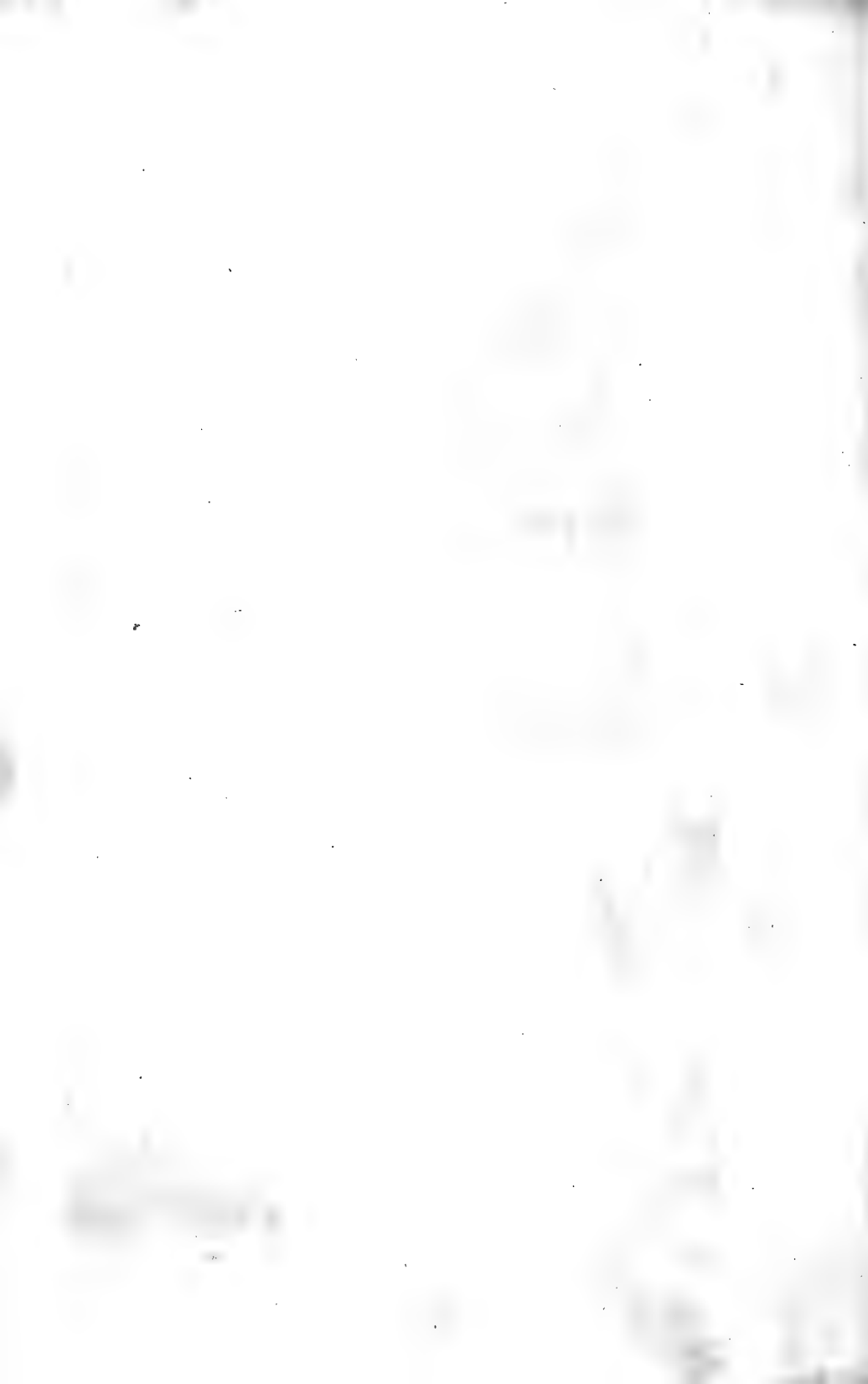
8.



9.







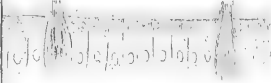
21.



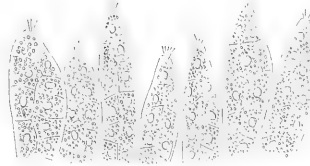
17.



26.



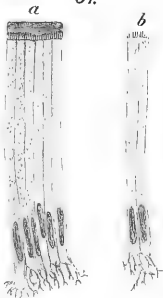
22.



23.



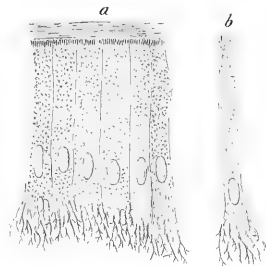
31.



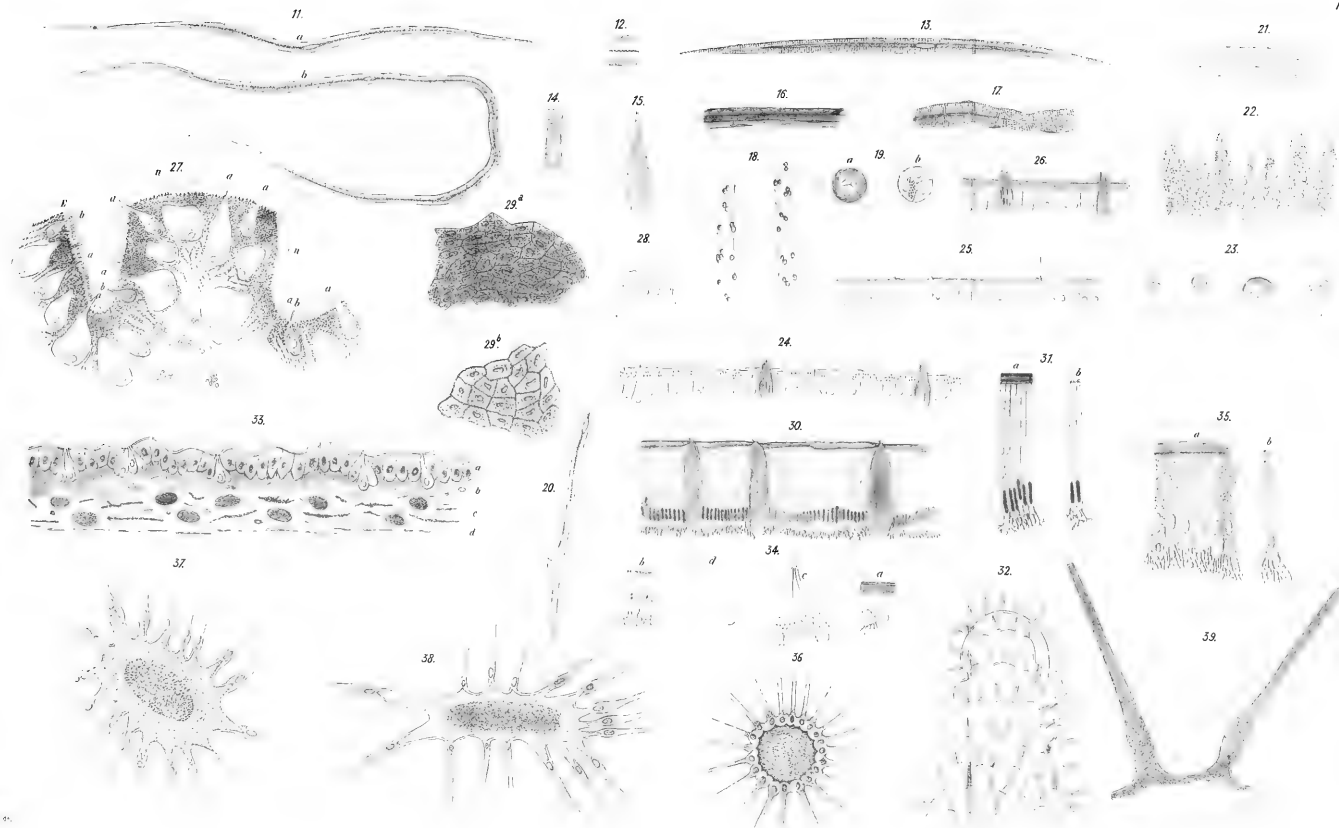
32.



35.



39.

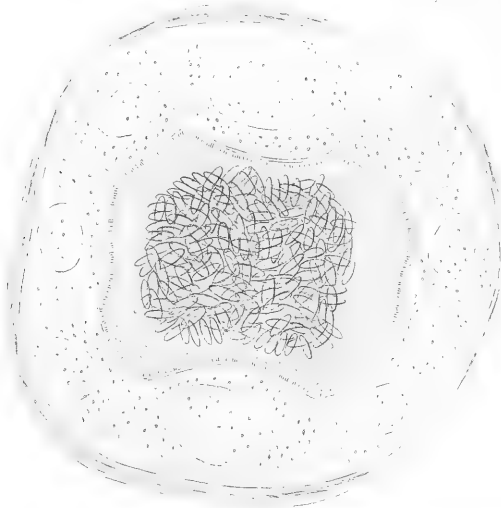




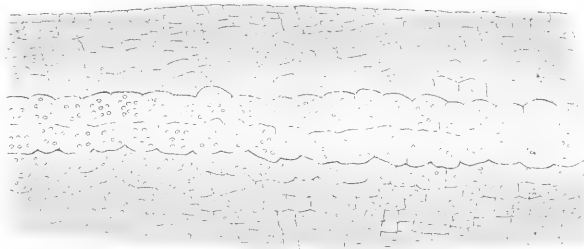
44.

48.

46.

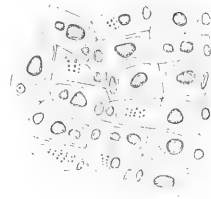
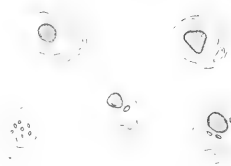


53.



57.^a

57.^b



56.



40

41.

42.

43.

44.

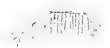
48



52.



54.



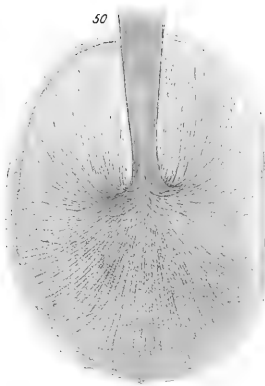
49



51



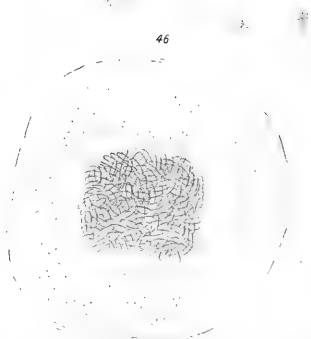
50



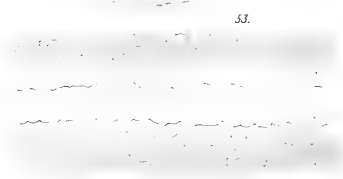
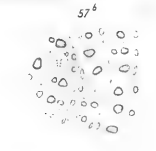
45



46



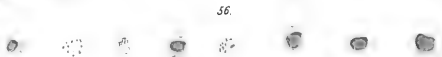
53.

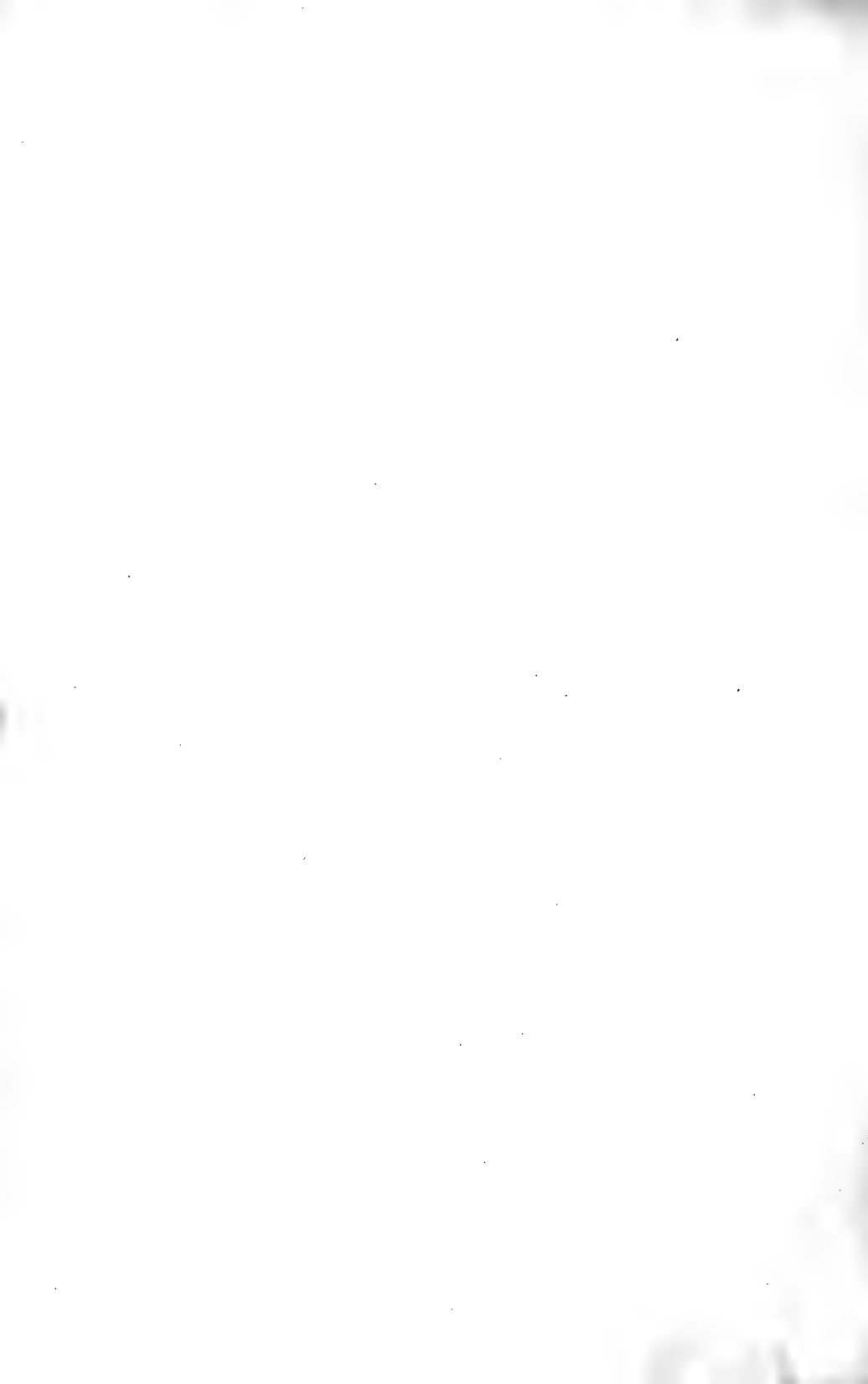
57^a57^b

55.

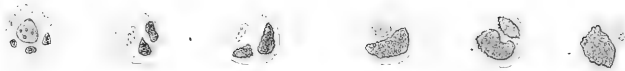


56.





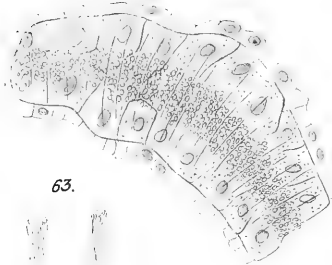
58.



61.^a



59.



63.



60.



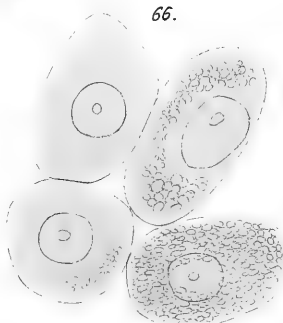
61.^b



62.



66.



64.



65.



67.





